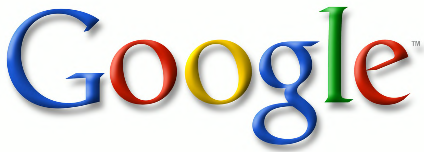
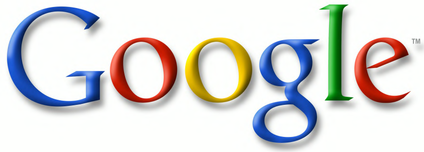
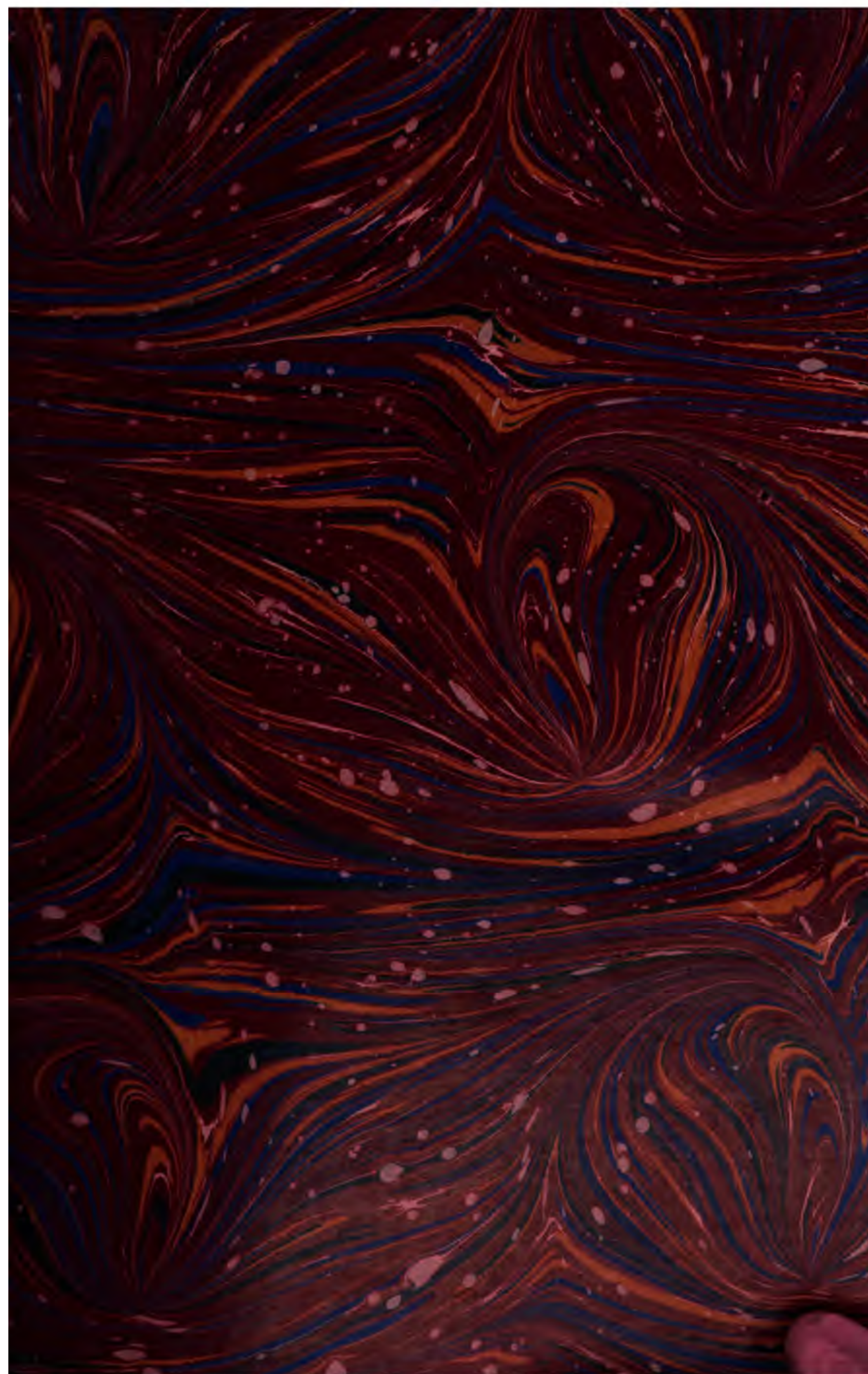












French translation (with 4 Plates) of the chief parts of this memoir in Archives de Biologie. II. 233.

ТРУДЫ

ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

при ИМПЕРАТОРСКОМЪ Казанскомъ Университетѣ.

Томъ VII. Вып. 3.

ИСТОРІЯ РАЗВИТІЯ СТЕРЛЯДИ

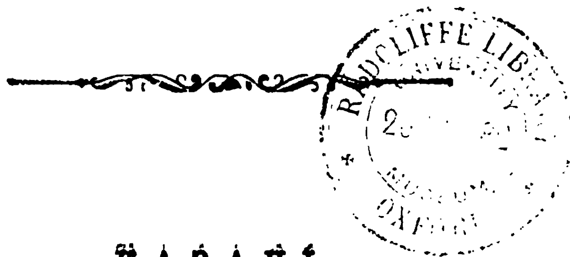
(ACIPENSER RUTHENUS).

Проф. В. Заленскаго.

ЧАСТЬ I.

ЭМБРІОНАЛЬНОЕ РАЗВИТІЕ

(съ IX таблицами рисунковъ).



КАЗАНЬ.

Типографія Императорскаго Университета.

1878.

Печатано по опредѣленію Общества Естествоиспытателей при Императорскомъ Казанскомъ Университетѣ.

Вице-Президентъ Общества А. Штукенбергъ.

Подъ редакціей секретаря Общества В. И. Сорокина.

ОГЛАВЛЕНІЕ 1-й ЧАСТИ.

ВВЕДЕНІЕ.

Положеніе ганоидъ въ системѣ рыбъ и сильное развитіе ихъ въ прежнія геологическія эпохи придаютъ этому порядку рыбъ особенный морфологическій интересъ. Ограниченное распространеніе этого порядка служитъ, однако, причиною того, что представители его, сравнительно съ другими рыбами, изучены весьма мало какъ въ анатомическомъ, такъ и въ эмбріологическомъ отношеній.

Относительно исторіи развитія ганоидъ существуетъ въ литтературѣ единственное только изслѣдованіе, которое принадлежитъ Ковалевскому, Овсянникову и Вагнеру (¹) и которое, къ сожалѣнію, до сихъ поръ извѣстно въ видѣ предварительнаго сообщенія. Несмотря на чрезвычайную сжатость' предварительное сообщеніе упомянутыхъ ученыхъ заключаетъ въ себѣ много важныхъ эмбріологическихъ фактовъ, проливающихъ свѣтъ на отношеніе ганоидъ къ другимъ рыбамъ и другимъ классамъ позвоночныхъ животныхъ. Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ констатировали полную сегментацію желтка стерлядей и указали на аналогію этого процесса и образованія первичной пищеварительной полости у стерлядей съ амфибіями и циклостомами. Этими же учеными было описано въ краткихъ словахъ образованіе зачатковъ нѣкоторыхъ органовъ (органовъ кровообращенія, Вольфовыхъ

(¹) *A. Kowalewsky, Ph. Owsjannikow* und *N. Wagnar.* Die Entwickelungsgeschichte des Störe. Vorl. Mettheilung въ Melang. biolog. Bd. VII стр. 171—183.

каналовъ, нервной системы и проч). Краткость изложенія предварительнаго сообщенія не позволяетъ вдаваться здѣсь въ подробности результатовъ, добытыхъ упоминаемыми наблюдателями, такъ какъ въ противномъ случаѣ пришлось бы дѣлать только сухой перечень эмбріологическихъ фактовъ. При описаніи различныхъ процессовъ развитія мною будутъ приняты во вниманіе и изложены подробные результаты ихъ наблюденій. Я ограничусь здѣсь только указаніемъ на то, что открытая Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ полная сегментація, и главнымъ образомъ способъ образованія первичной пищеварительной полости, представляетъ чрезвычайно важное морфологическое явленіе, указывающее на связь между миногами, стерлядями и амфибіями,— связь, которая должна имѣетъ конечно значеніе въ филогенетическомъ отношеніи.

Кромѣ этихъ важныхъ вопросовъ, возникающихъ вслѣдствіе исключительнаго положенія ганоидъ въ системѣ, эмбріологія стерлядей, какъ и эмбріологія всѣхъ другихъ животныхъ, предлагаетъ много общихъ вопросовъ, касающихся общихъ эмбріональныхъ явленій, къ которымъ принадлежатъ процессъ оплодотворенія, сегментаціи и образованія зародышевыхъ листовъ. Наблюденія, сдѣланныя въ послѣднее время надъ процессомъ оплодотворенія яйца, образованіемъ перваго сегментаціоннаго ядра и проч , на столько подвинули наши свѣденія въ этой области и открыли такъ много въ высшей степена важныхъ и интересныхъ фактовъ, что всякое новое эмбріологическое изслѣдованіе должно имѣть одною изъ главныхъ своихъ задачъ—основательное изученіе именно этихъ первыхъ процессовъ развитія яйца. Тоже самое можно сказать относительно сегментаціи и образованія зародышевыхъ листовъ.

Находясь въ довольно благопріятныхъ условіяхъ относительно добыванія матеріала для изученія исторіи развитія стерлядей, я поставилъ себѣ задачею изслѣдовать возможно подробно развитіе этой интересной ганоиды. Благодаря содѣйствію здѣшняго Общества Естествоиспытателей, которое впродолженіи нѣсколькихъ лѣтъ давало денежныя пособія для собиранія матеріала, и содѣйствію Эммануила Даниловича Пельцама, который на мѣстѣ (въ Симбирскѣ) производилъ искуственное оплодотвореніе и доставлялъ лишъ матеріалъ частію въ свѣжемъ состояніи, частію сохраненнымъ въ консервативныхъ жидкостяхъ, — я имѣлъ возможность изслѣдовать большое количество стадіи развитія стерляди и довести свои изслѣдованія до того момента, когда большая часть органовъ развилась.

Исторія развитія стерляди можетъ быть удобно раздѣлена на два періода: эмбріональный и пост-эмбріональный. Первый составляетъ предметъ 1-й части этого сочиненія, второй, вмѣстѣ съ дефинитивнымъ развитіемъ органовъ, будетъ описанъ во 2-й части.

ГЛАВА I.

РАЗВИТІЕ ЯЙЦА ВЪ ЯИЧНИКѢ.

Яичники стерлядей заключаютъ, смотря по ихъ величинѣ и по возрасту самки, яйца на различныхъ стадіяхъ развитія; но, какъ и у костистыхъ рыбъ (¹) и у амфибій, въ яичникахъ стерлядей невозможно наблюдать, всѣ стадіи развитія яйца—заразъ. Это обстоятельство, крайне неудобное для изслѣдованія исторіи развитія яицъ, зависитъ по всей вѣроятности отъ того, что яйцо проходитъ различныя стадіи своего развитія въ яичникѣ неодинаковое время. Извѣстно, что черезъ нѣсколько мѣсяцевъ послѣ нерестованія стерлядь уже имѣетъ въ яичникахъ почти зрѣлыя яйца (²); тотчасъ же послѣ перестованія яички являются въ видѣ маленькихъ бѣловатыхъ зернышекъ т. е. находятся въ вполнѣ неразвитомъ состояніи. Слѣдовательно, всѣ процессы развитія маленькихъ бѣловатыхъ яичекъ стерляди въ большія зрѣлыя яйца, процессы, которыя заключаются въ образованіи желтка, въ исчезаніи зародышеваго пятнышка, образованіи оболочки и проч. совершаются въ сравнительно весьма короткій промежутокъ времени. Впродолженіи всего остальнаго времени т. е. отъ начала лѣта, когда начинается обрат-

(¹) *His* Untersuchungen über das Ei und die Eientwickelung der Knochenfischen.

(²) *Сабанѣевъ* Рыбы Россіи стр. 577.

ный ходъ стерляди къ низовьямъ рѣкъ, до времени нерестованія будущаго года, дѣятельность яичника должна заключаться въ окончательномъ развитіи яичекъ созрѣвающихъ во время „нагула“ (т. е. тотчасъ же послѣ нерестованія) и въ образованіи новыхъ яичекъ, которыя созрѣютъ только въ слѣдующемъ году. Образованіе новыхъ яичекъ, т. е. самыя молодыя стадіи развитія яйца, можно находить во всякихъ яичникахъ, начиная съ такихъ, въ которыхъ нѣтъ ни одного зрѣлаго яйца и кончая такими, которые имѣютъ уже полный комплектъ яицъ для нерестованія будущаго года.

Такой характеръ развитія яицъ и созрѣванія ихъ въ яичникахъ вполнѣ можетъ объяснить указанное выше отсутствіе нѣкоторыхъ промежуточныхъ стадій развитія яйца въ яичникахъ. Во вполнѣ зрѣлыхъ яичникахъ мы всегда находимъ двѣ рѣзко другъ отъ друга отличающіяся формы яицъ. Одна изъ нихъ является въ видѣ совершенно развитыхъ яицъ, которыя иногда уже въ Генварѣ при легкомъ треніи выходятъ изъ яичниковъ самки въ полость тѣла. Другую форму составляютъ мелкія яички замѣтныя въ яичникахъ въ видѣ бѣлыхъ маленькихъ точекъ располагающихся между большими яйцами на периферіи яичниковъ. Въ такихъ маленькихъ яйцахъ желтокъ еще не образованъ, зародышевый пузырекъ вполнѣ развитъ и не существуетъ и слѣда ни желточной оболочки, ни хоріона. Эти яйца дозрѣваютъ только послѣ того, какъ весь запасъ готовыхъ яицъ будетъ отложенъ самкою со время нерестованія. Въ молодыхъ яичникахъ мы встрѣчаемъ только эту послѣднюю форму яицъ въ разныхъ фазахъ развитія.

Необыкновенно скорое развитіе яицъ въ яичникахъ у стерлядей представляетъ явленіе довольно исключительное сравнительно съ тѣмъ, что извѣстно относительно костистыхъ рыбъ. У лососей наприм., которые изучены въ этомъ отношеніи лучше

другихъ костистыхъ рыбъ, развитіе яицъ въ яичникѣ продолжается шесть мѣсяцевъ; въ это время самки обыкновенно не принимаютъ пищи ([1]), худѣютъ и тратятъ весь, добытый впродолженіи двухмѣсячнаго пребыванія въ морѣ, запасъ питательнаго матеріала на образованіе яицъ. Періодъ пребываніе въ морѣ лососей совершенно соотвѣтствуетъ періоду нагула стерлядей. Тамъ они получаютъ матеріалъ который идетъ на поддержаніи потомства. Но у лососей этотъ матеріалъ превращается въ яйца спустя долгое время послѣ нагула, у стерлядей же это превращеніе идетъ непосредственно послѣ нагула и въ скоромъ времени послѣ нереста уже оканчивается. Можетъ быть скорость образованія яицъ у стерлядей находится въ зависимости съ усиленнымъ питаніемъ этихъ рыбъ во время нагула ([2]), что ведетъ за собою и быстрое превращеніе питательнаго матеріала.

Чтобы лече оріентироваться относительно мѣста образованія молодыхъ яицъ стерлядей и формы, въ которой онѣ появляются, я считаю нужнымъ сказать нѣсколько словъ о формѣ и гистологическомъ строеніи яичника. Не вполнѣ развитые яичники стерлядей помѣщаются по обѣимъ сторонамъ позвоночнаго столба въ видѣ двухъ довольно длинныхъ валиковъ, нѣсколько сплющенныхъ сбоковъ и имѣющихъ въ разрѣзѣ почти овальную форму (фиг. 2). На своей задней части яичникъ приклѣпляется къ перитонеуму посредствомъ дупликатуры, которая проходитъ вдоль всей задней части яичника и имѣетъ видъ тонкой пластинки состоящей изъ эпителія и соединительной ткани (фиг. 2 Pb). Обѣ эти ткани составляютъ непосредственное продолженіе соотвѣтствующихъ частей брюшины и въ свою очередь продолжаются въ яичникъ

([1]) His Untersuchungen etc. стр. 24.
([2]) Сабанѣевъ Рыбъ Россіи 577.

и составляютъ обѣ существенныя части яичника: наружный эпителій его и соединительную ткань (stroma ovarii) — его строму.

На внѣшней (передней) сторонѣ яичника стерлядей уже въ молодыхъ яичникахъ замѣтна маленькая продольная бороздка, проходящая по всей длинѣ яичника и оканчивающаяся не доходя до передняго и задняго конца его. На поперечныхъ разрѣзахъ легко можно убѣдиться, что на всемъ протяженіи эта бороздка выстлана эпителіемъ, который заворачивается внутрь. Образованіе бороздки обусловливается вѣроятно разростаніемъ яичника, происходящимъ въ свою очередь отъ выростанія уже образовавшихся яицъ и образованія новыхъ. Уже въ молодыхъ яичникахъ можно замѣтить, что края бороздки не представляютъ совершенно прямой линіи, но волнообразны. Эта неправильная волнообразная форма края увеличивается постепенно по мѣрѣ выростанія яичника. Неровности краевъ бороздки, выпуклости, составляютъ въ молодыхъ яичникахъ зачатки будущихъ долекъ яичника, которыя развиваются впослѣдствіе. Развитіе долекъ идетъ постепенно, по мѣрѣ выростанія яичника и дозрѣванія въ немъ яицъ. Зрѣлыя яичники состоятъ изъ множества долекъ, расположенныхъ перпендикулярно къ продольной оси яичника. Каждая долька въ зрѣломъ яичникѣ одѣта эпителіемъ, который составляетъ продолженіе наружнаго эпителія яичника (перигонеальнаго эпителія) и наполнена внутри зрѣлыми яйцами. На периферической части долекъ располагаются маленькія неразвитыя яички, имѣющія на темномъ фонѣ зрѣлыхъ яицъ, видъ бѣлыхъ точекъ.

Многіе важные процессы развитія—образованіе желточныхъ шариковъ, измѣненія зародышеваго пузырька, образованіе оболочекъ яйца—совершаются въ сравнительно весьма

короткій промежутокъ времени; вслѣдствіе этого собираніе матеріала и подготовка его для изслѣдованія должны быть сдѣланы наиболѣе поспѣшно, что во многихъ случаяхъ затруднительно. Къ сожалѣнію, я не могъ до настоящаго времени собрать полный рядъ стадій развитія яйца, который позволилъ бы мнѣ рѣшить наибольшее количество вопросовъ, касающихся этого предмета. Надѣясь въ скоромъ времени пополнить этотъ пробѣлъ, я рѣшаюсь публиковать теперь мои отрывочныя изслѣдованія во 1-хъ въ виду того, что они представляютъ нѣкоторые новые факты относительно строенія яичника, способа образованія фолликулъ и во 2-хъ, потому что нѣкоторыя особенности строенія яица въ его зрѣломъ состояніи были бы не совсѣмъ понятны безъ тѣхъ данныхъ, которые мнѣ пришлось собрать относительно развитія яйца.

Яичникъ стерлядей, какъ было сказано выше, состоитъ изъ двухъ тканей: эпителія и соединительной ткани. Обѣ эти ткани составляютъ непосредственное продолженіе соотвѣтствующихъ тканей брюшины. Между эпителіемъ и соединительной тканью помѣщаются яйца, которыя суть продукты образованія эпителія, какъ и у другихъ позвоночныхъ животныхъ.

Эпителій на различныхъ частяхъ яичника представляетъ нѣкоторыя видоизмѣненія. Преобладающая форма его клѣтокъ—цилиндрическая, но онъ сохраняетъ эту форму только на спинной сторонѣ яичника; переходя на брюшную, клѣтки его принимаютъ въ нѣкоторыхъ мѣстахъ сплющенную форму. Это измѣненіе замѣтно обыкновено въ тѣхъ мѣстахъ гдѣ эпителій загибается внутрь, на границахъ долекъ (фиг. 1 и 2). Клѣтки эпителія снабжены овальными большими зернами (фиг. 3).

Соединительная ткань, составляющая строму яичника, входитъ въ яичникъ въ мѣстѣ его прикрѣпленія и распре-

дѣлается на периферической части его. Отсюда она проходитъ внутрь яичника въ видѣ сѣти, въ петляхъ которой расположены яйца, заключенныя въ своихъ фолликулахъ. Расположеніе соединительной ткани внутри яичника можетъ быть изслѣдовано на продольныхъ разрѣзахъ. Тамъ видно (фиг. 1), что соединительная ткань, начинаясь со спинной стороны яичника, задается въ каждую дольку въ формѣ пластинки, проходящей какъ разъ по срединѣ дольки. Отсюда она посылаетъ пластинчатые отростки въ поперечномъ направленіи къ периферіи дольки. На периферической части долекъ соединительная ткань опять скопляется въ бо́льшія или меньшія массы, непосредственно прилегающія къ зачатковому эпителію яичника.

По своему гистологическому строенію соединительная ткань, stroma ovarii,—принадлежитъ къ типу волокнистой соединительной ткани. Клѣтки ея овальны и снабжены отростками. Въ большинствѣ случаевъ такихъ отростковъ бываетъ два и оба они находятся на концахъ клѣтки. Иногда ихъ бываетъ больше. Периферическая часть соединительной ткани, которая вообще гораздо плотнѣе центральной, содержитъ въ извѣстныхъ стадіяхъ развитія яичника буроватый пигментъ, скопляющійся въ клѣткахъ соединительной ткани большими или меньшими массами.

Начало образованія яйцевыхъ фолликулъ можетъ быть наблюдаемо на многихъ мѣстахъ периферіи долекъ. Чаще всего можно видѣть его на разрѣзахъ въ углубленіяхъ между дольками, рѣже на брюшной части дольки (фиг. 3, Ove). Эпителій въ этихъ мѣстахъ углубляется и образуетъ плотные слѣпые шнуры, обыкновенно нѣсколько расширенные и закругленные на своемъ концѣ, такъ какъ въ этихъ слѣпыхъ концахъ помѣщаются болѣе объемистыя клѣтки, чѣмъ на всемъ остальномъ протяженіи шнура. Шнуры представляютъ пер-

вичные зачатки фолликулъ, въ которыхъ мало по малу развиваются яйца. Клѣтки зачатковаго эпителія въ мѣстахъ углубленія сплющиваются, получаютъ овальную форму, при чемъ наиболѣе измѣняются периферическія клѣтки эпителія, центральныя же и тѣ, которыя лежатъ ближе къ началу углубленія, измѣнены гораздо меньше. Фиг. 3 и 4 представляютъ части двухъ поперечныхъ разрѣзовъ яичниковъ, въ которыхъ происходитъ образованіе новыхъ яицъ. На фиг. 3 находятся шнуры съ однимъ яицомъ, фиг. 4 представляетъ шнуръ болѣе развитый съ двумя яйцами слѣдующими другъ за другомъ по длинѣ первичнаго углубленія.

Уже на очень молодыхъ углубленіяхъ замѣтны измѣненія въ клѣткахъ эпителія, ведущія къ дифференцированію элементовъ на зачатки различныхъ частей, изъ которыхъ строится фолликула и яйцо. Въ концѣ шнура, какъ сказано выше помѣщается яйцевая клѣтка, большей или меньшей величины, смотря по возрасту мѣшечка (фиг. 3 и 4). Яйцевая клѣтка есть видоизмѣненная клѣтка эпителіальнаго углубленія, именно концевой части послѣдняго; она больше чѣмъ остальныя клѣтки, окружающія ея и состоитъ изъ слоя прозрачной протоплазмы и круглаго ядра, весьма рѣзко окрашивающагося гематоксилиномъ (фиг. 4 и 5). Клѣтки, непосредственно прилегающія къ яйцевой, располагаются вокругъ послѣдней и образуютъ слой (фиг. 5 Gr), отдѣляющій яйцо отъ наружнаго эпителія первичнаго углубленія (фиг. 5 Fep.). Съ образованіемъ этого слоя, въ первичномъ углубленіи образуются всѣ части фолликулы и дальнѣйшее развитіе яйца состоитъ въ развитіи этихъ частей и главнымъ образомъ яйцевой клѣтки. Мѣшечекъ (фолликула) состоитъ изъ слѣдующихъ частей: 1) изъ наружнаго слоя эпителія, который составляетъ вмѣстѣ съ тѣмъ наружную часть первичнаго углубленія и можетъ быть названъ

фолликулярнымъ эпителiемъ 2) изъ непосредственно слѣдующаго за нимъ слоя клѣтокъ, образующагося изъ центральной части углубленія и непосредственно прилегающаго къ яйцевой клѣткѣ; этой слой соотвѣтствуетъ *гранулозному слою* (Granulosa) яицъ другихъ позвоночныхъ животныхъ и 3) изъ *яйцевой клѣтки*, занимающей центръ яйца. Дальнѣйшія измѣненія въ первичномъ углубленіи состоятъ въ обособленіи отдѣльныхъ фолликулъ, которыя въ видѣ гроздей отходятъ отъ главнаго стволика (первичнаго углубленія).

Яйцевая клѣтка въ первоначальномъ своемъ видѣ (фиг. 4 Ov'[1]), имѣетъ не болѣе 0,02 mm. въ діаметрѣ, состоитъ изъ большаго, плотнаго, ядра (зародышеваго пузырька) и узкаго слоя протоплазмы окружающаго послѣднее. Въ нѣсколько бóльшихъ яйцахъ (фиг. 4 Ov[2]) замѣтны, кромѣ выростанія яйцевой клѣтки, нѣкоторыя видоизмѣненія касающіяся главнымъ образомъ ядра. Сначала плотное содержимое ядра на периферіи нѣсколько разжижается; оно не окрашивается тамъ гематоксилиномъ такъ интензивно въ фіолетовый цвѣтъ какъ въ центральной части. Поэтому въ этихъ стадіяхъ развитія можно различить въ ядрѣ двѣ части: центральную состоящую изъ первоначальнаго вещества и периферическую— изъ вещества болѣе жидкаго. Первая составляетъ ядрышко, вторая соотвѣтствуетъ такъ наз. ядерному соку (содержимому зародышеваго пузырька).

Слѣдующая стадія развитія (фиг. 6) представляетъ дальнѣйшія измѣненія яйцевой клѣтки, которая достигаетъ теперь величины 0,09 mm. въ діаметрѣ. Эти измѣненія крайне существенны для развитія яйца, такъ какъ онѣ касаются неголько строенія ядра, но и строенія протоплазмы. Ядро— зародышевый пузырекъ увеличивается въ объемѣ; оно достигаетъ величины 0,01 mm. въ діаметрѣ и представляетъ тѣло, состоящее изъ прозрачнаго вещества и какъ бы одѣтое

тонкой оболочкой. Въ срединѣ его располагается новое ядрышко соотвѣтствующее зародышевому пятнышку яицъ другихъ животныхъ. Зародышевое пятнышко въ этой первоначальной формѣ отличается у стерлядей значительной величиною и хорошо окрашивается гематоксилиномъ. По формѣ и по отношенію своему къ красящимъ веществамъ, зародышевое пятнышко вполнѣ соотвѣтствуетъ первоначальному ядру яйцевой клѣтки.

Измѣненія въ протоплазмѣ яйцевой клѣтки состоятъ въ томъ, что въ ней дифференцируется два слоя: периферическій и центральный, отличающіеся другъ отъ друга какъ по своему составу, такъ и по дальнѣйшимъ измѣненіямъ. При наблюденіи свѣжихъ яицъ оба эти слоя представляютъ однородныя массы, отличающіяся другъ отъ друга только по своей консистенціи. Периферическій слой состоитъ изъ жидкаго прозрачнаго вещества, центральный же, окружающій ядро, представляетъ гораздо болѣе вязкую массу, заключающую большое количество мелкихъ зернышекъ (фиг. 6 и 7 Sc и Sp). На границѣ периферическаго и центральнаго слоя, мелкозернистая масса расширяется; она переходитъ въ жидкій периферическій слой протоплазмы и при внимательномъ наблюденіи можно замѣтить, что она распространяется въ этомъ послѣднемъ слоѣ въ видѣ радіально идущихъ струекъ. На препаратахъ окрашенныхъ гематоксилимомъ строеніе обоихъ описанныхъ слоевъ нѣсколько иное, чѣмъ на свѣжихъ. На молодыхъ яйцахъ, имѣющихъ до 0,09 mm. въ діаметрѣ (фиг. 5), въ которыхъ центральный слой еще мало развитъ, этотъ послѣдній состоитъ изъ болѣе плотной протоплазмы, которая иногда распадается на нѣсколько зернышекъ и окружаетъ зародышевый пузырекъ. Промежутки между крупными зернами выполнены прозрачнымъ веществомъ, непосредственно переходящимъ въ периферическій слой. На болѣе развитыхъ яйцахъ

отношеніе между центральнымъ и периферическимъ слоемъ измѣняется. По мѣрѣ вырастанія яйца, центральный крупнозернистый слой протоплазмы уменьшается, а периферическіи измѣняетъ свое строеніе.

Первоначально периферическій слой яйцевой протоплазмы состоитъ изъ жидкаго почти однороднаго вещества, которое окрашивается гематоксилиномъ гораздо слабѣе, чѣмъ центральный слой. По мѣрѣ же вырастанія яйца, въ периферическомъ слоѣ появляется громадное количество зернышекъ (фиг. 6 и 7). Что касается строенія этихъ зернышекъ, что они представляютъ шарообразныя или кубическія тѣльца окрашивающіяся гематоксилиномъ, но въ меньшей степени чѣмъ центральный слой, окружающій зародышевый пузырекъ. Между зернышками лежащими въ центрѣ и въ переферіи яйца можно замѣтить нѣкоторую разницу: переферическія больше центральныхъ. Весь переферическій слой желтка въ описываемыхъ стадяхъ развитія (фиг. 6 и 7) распадается на рядъ сегментовъ, идущихъ въ радіальномъ направленіи и отдѣленныхъ другъ отъ друга слоемъ мелкозернистой массы, которая также проникаетъ между отдѣльными зернышками желтка. Слѣдя за этою массою отъ периферіи къ центру, можно убѣдиться, что отдѣльные лучи ея, раздѣляющіе радіально расположенные сегменты периферическаго слоя, сходятся въ центральной части яйца и переходятъ въ слой мелкозернистой протоплазмы, окружающій зародышевый пузырекъ.

Въ описанныхъ двухъ стадіяхъ протоплазма яйца будетъ состоять слѣдовательно изъ двухъ частей: центральной протоплазмы, окружающей въ видѣ тонкаго слоя зародышевый пузырекъ и идущей въ видѣ лучей къ периферіи яйца и периферическаго слоя состоящаго изъ зернышекъ заключенныхъ въ массѣ мелкозернистой протоплазмы. Такое распаденіе яйцевой протоплазмы имѣетъ весьма важное зна-

ченіе, такъ какъ представляетъ начало раздѣленія желтка на двѣ части, играющіе различную роль при дальнѣйшей дѣятельности яйца. Хотя я не имѣлъ случая наблюдать промежуточныхъ стадій развитія между только что описанными и зрѣлыми яйцами, но судя по мѣсту образованія обѣихъ названныхъ частей и по характеру ихъ строенія, можно съ большимъ вѣроятіемъ предположить, что центральная часть яйца превращается въ мелкозернистый желтокъ, окружающій въ зрѣломъ яйцѣ зародышевый пузырекъ, периферическая —въ крупнозернистый желтокъ, располагающійся въ задней части яйца. Первую можно обозначить названіемъ главнаго желтка (Гисъ) или протолейцита (Фоль), вторую можно назвать придаточнымъ желткомъ (Гисъ) или дейтолейцитомъ (Фоль). Въ зрѣломъ яйцѣ, какъ и въ описанныхъ сейчасъ стадіяхъ развитія, отношеніе протолейцита къ детолейциту остается одинаковымъ; протолейцитъ проходитъ въ заднюю часть яйца и составляетъ основу, въ которой заключены желточныя зернышки, составляющія главную массу дейтолейцита.

Что касается дальнѣйшей судьбы зернышекъ, появляющихся въ периферической части яйца, то, такъ какъ я не наблюдалъ промежуточныхъ стадій развитія, появляющихся въ яичникахъ стерляди во время нагула, то и не могу сказать относительно этого ничего опредѣленнаго. Весьма вѣроятно, что первичныя зернышки яйцевой клѣтки превращаются непосредственно въ нaвицеллеобразныя желточныя зернышки зрѣлаго яйца.

Впродолженіе описываемыхъ стадій развитія яйца происходятъ также значительныя измѣненія въ строеніи зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка. Въ предыдущей стадіи развитія, какъ мы видѣли, содержимое первоначальнаго ядра, изъ котораго образуется какъ

собою тягучей массой протоплазмы. Эти зернышки совершенно похожи на остальныя зернышки центральной части желтка и непосредственный переходъ ихъ въ последнія можетъ быть въ раннихъ стадіяхъ развитія прослѣженъ также хорошо, какъ и въ зрѣлыхъ яйцахъ.

Изъ сообщенныхъ до сихъ поръ фактовъ относительно развитія яйца у стерлядей слѣдуетъ:

1) Что въ каждомъ яичникѣ стерлядей можно наблюдать только ограниченное число стадій развитія.

2) Что яйца развиваются въ фолликулахъ, которыя происходятъ черезъ углубленіе зародышеваго эпителія, и въ которыхъ происходитъ въ довольно ранней стадіи развитія дифференцированіе фолликуллярнаго эпителія гранулозы и яйцевой клѣтки.

3) Что яйцевая клѣтка сначала имѣетъ только ядро, которое впослѣдствіе распадается на центральную часть, составляющую ядрышко и периферическію - ядерный сокъ или содержимое зародышеваго пузырька.

4) Что въ протоплазмѣ яйцевой клѣтки рано становятся замѣтными: центральный слой и периферическій, изъ которыхъ первый сохраняетъ впослѣдствіи мелкозернистое строеніе и вѣроятно превращается въ протолейцитъ, второй пріобрѣтаетъ крупнозернистое строеніе и превращается въ дейтолейцитъ.

Что касается перваго изъ этихъ пунктовъ, то въ этомъ отношеніи стерляди представляютъ большое сходство съ костистыми рыбами, у которыхъ по наблюденіямъ *Гиса* яичникъ содержитъ отъ 2—5 различныхъ стадій развитія яйца. Причина этого явленія у костистыхъ рыбъ и у стерлядей совершенно одинакова. *Гисъ* (1) говоритъ что у костистыхъ рыбъ

(1) *His* Untersuchungen über das Ei und die Eientwickelung der Knochenfischen стр. 35.

яичникъ имѣетъ періодъ покоя и періодъ физіологической дѣятельности. Первый обнимаетъ собою время послѣ нерестованія, второй передъ нерестованіемъ. Не смотря на это сходство между стерлядями (и ганоидами вообще) и костистыми рыбами, существуютъ однако довольно значительныя различнія относительно времени обоихъ упомянутыхъ періодовъ. Если мы возмемъ для сравненія развитіе яицъ у лососей, которые въ этомъ отношеніи изучены лучше другихъ рыбъ, то увидимъ, что періодъ наибольшей физіологической дѣятельности яичника этихъ рыбъ падаетъ на несравненно большее число мѣсяцевъ въ году, чѣмъ устерлядей, и притомъ, по мѣрѣ приближенія ко времени нерестованія, эта дѣятельность прогрессивно растетъ. Нерестованіе лососей происходитъ въ ноябрѣ, и послѣ нерестованія весь питательный матеріалъ, впродолженіи почти шести мѣсяцевъ, (отъ ноября до мая) идетъ главнымъ образомъ на питаніе материнскаго организма. Лососи, встрѣчающіеся въ маѣ и іюнѣ отличаются чрезвычайно жирнымъ мясомъ. Начиная съ іюня, дѣятельность яичника значительно усиливается и возрастаетъ съ бо́льшею и бо́льшею силою до періода нерестованія. Развитіе яицъ происходитъ на счетъ накопленнаго, впродолженіи зимнихъ и весеннихъ мѣсяцевъ, питательнаго матеріала. Самка, во время развитія яицъ въ яичникахъ, ничего не ѣстъ, сильно худѣетъ и превращаетъ весь свой накопленный жиръ въ половые продукты. Такимъ образомъ, періодъ покоя у лососей будетъ обнимать зимніе и весеніе, періодъ наибольшей дѣятельности яичника—лѣтніе и осенніе мѣсяцы. У стерлядей періоды покоя и наибольшей физіологической дѣятельности яичника распредѣлены нѣсколько иначе относительно времени нерестованія и представляютъ весьма неодинаковые промежутки времени. Послѣ нерестованія, которое бываетъ обыкновенно въ маѣ, у стерлядей наступаетъ

періодъ дѣятельности яичника. Стерляди удаляются въ затоны и начинаютъ усиленно кормиться. Питательный матеріалъ, который онѣ при этомъ получаютъ не расходуется, какъ у лососей, исключительно на питаніе материнскаго организма, а идетъ одновременно и на развитіе яицъ. Черезъ 2—3 (¹) недѣли послѣ нерестованія, у самокъ стерлядей можно уже опять найти почти зрѣлыя яйца въ яичникѣ. Впродолженіи всѣхъ остальныхъ мѣсяцевъ, послѣ „нагула" яйца весьма мало измѣняются; онѣ имѣютъ величину зрѣлыхъ яицъ и, въ осенніе мѣсяцы, ничѣмъ не отличаются по своей структурѣ отъ зрѣлыхъ яицъ. Такимъ образомъ у стерлядей періодъ физіологической дѣятельности яичника наступаетъ тотчасъ же послѣ нерестованія и смѣняется періодомъ покоя, который отличается отъ соотвѣтсвеннаго періода лососей тѣмъ, что у послѣднихъ впродолженіи этого періода находятся незрѣлыя яйца, у стерлядей же—вполнѣ зрѣлыя. Отыскать причину такой быстрой переработки питательнаго матеріала въ половые продокты у стерлядей, сравнительно съ сальмонидами, довольно трудно. Условія образованія половыхъ продуктовъ и зависимость ихъ отъ питательнаго матеріала до сихъ поръ такъ мало изслѣдованы, что для указанія въ данномъ случаѣ дѣйствительныхъ причинъ, обусловливающихъ такое быстрое развитіе половыхъ продуктовъ, не существуетъ никакихъ положительныхъ данныхъ. Я считаю однако не лишнимъ обратитъ вниманіе на одно обстоятельство, которое быть можетъ имѣетъ важное значеніе для объясненія быстрой и усиленной физіологической дѣятельности яичника. Это именно крайняя прожорливость стерлядей во время нагула. По свидѣтельству Гримма, стерляди до того набиваютъ себѣ желудки, что кажутся икря-

(¹) *Сабанѣевъ* Рыбы Россіи стр. 577—378.

ными. Можетъ быть такое усиленное питаніе ведетъ за собою усиленную и быструю половую дѣятельность; но для доказательства этого необходимы изслѣдованія надъ развитіемъ яицъ другихъ рыбъ въ связи съ условіями ихъ питанія, чего мы до сихъ поръ къ сожалѣнію не имѣемъ.

Изъ остальныхъ, перечисленныхъ выше явленій образованія яйца, я остановлюсь на одномъ, а именно на измѣненіи первичнаго ядра яйцевой клѣтки и образованіи изъ него зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка. Дифференцированія протоплазмы яйцевой клѣтки и образованіе крупнозернисваго и мелкозернистаго желтка представляютъ также явленія весьма важныя какъ для развитія самой яйцевой клѣтки, такъ и потому, что относительно этихъ явленій существуютъ самыя разнообразныя мнѣнія. Я долженъ оставить однако эти явленія безъ разсмотрѣнія, такъ какъ, за недостаткомъ матеріала, до сихъ поръ не могъ излѣдовать важныхъ промежуточныхъ стадій развитія яйца, которыя именно касаются измѣненій яйцевой протоплазмы или желтка.

Развитіе зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка представляетъ интересъ уже потому, что вообще измѣненія ядра какой бы то ни было клѣтки и развитіе ядрышка до сихъ поръ еще такъ мало изслѣдовано, что каждый новый фактъ, касающійся этого предмета можетъ служить къ выясненію роли и происхожденія этой по видимому весьма важной составной части животной клѣтки. Въ настоящее время, благодаря трудамъ многихъ гистологовъ, изученіе строенія клѣтки значительно подвинулось впередъ и отношеніе различныхъ частей клѣтки другъ къ другу болѣе выяснено, но относительно происхожденія ядеръ въ клѣткѣ, какъ и относительно происхожденіе ядрышекъ внутри ядеръ все таки существуетъ больше теорій, чѣмъ положительныхъ

наблюденій. *Ауэрбахъ* (¹) принимаетъ, что ядро является сначала въ массѣ протоплазмы въ видѣ вакуолы, вокругъ которой объособляется оболочка изъ протоплазмы. Впослѣдствіе внутри этой вакуолы появляется ядрышко, которое есть ничто иное, какъ часть протоплазмы, оторвавшаяся отъ стѣнки ядра, или какимъ либо другимъ способомъ попавшая въ вакуолу. *Р. Гертвигъ* (²), на основаніи сравнительно—анатомическихъ изслѣдованій надъ клѣтками различныхъ животныхъ приходитъ къ тому заключенію, что самая главная составная часть ядра есть такъ наз. вещество ядра (Kernsubstanz), обладающее извѣстными характерными физико-химическими качествами и пропитанное различнымъ образомъ другимъ веществомъ, которое онъ назывыетъ ядернымъ сокомъ (Kernsaft). Первичные ядра состоятъ по Гертвигу изъ ядернаго вещества, пропитаннаго равномѣрно ядернымъ сокомъ, а дальнѣйшія измѣненія ядра обусловливаются отдѣленіемъ ядернаго сока отъ ядернаго вещества. Ядерный сокъ можетъ выдѣляться или на периферіи ядра и въ такомъ случаѣ ядерное вещество превращается въ одинъ или нѣсколько ядрышекъ (nucleoli), или же онъ выдѣляется внутри ядернаго вещества и ведетъ къ образованію внутри ядерныхъ вакуолъ. Развитіе зародышеваго пузырька и зародышеваго пятнышка въ стерляжьихъ яйцахъ совершенно отвѣчаетъ схемѣ, составленной *Р. Гертвигомъ* на основаніи сравнительно—анатомическихъ наблюденій. Первичное ядро, появляющееся въ яйцевой клѣтки въ началѣ ея образованія, представляетъ (какъ первичное ядро Гертвига) комокъ вещества, обладающій свойствами ядернаго вещества. Дальнѣй-

---

(¹) *Auerbach* Organologische Studien стр. 238.

(²) *R. Hertwig* Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen. Morph. Jahrbuch Bd. II стр. 63—93.

шія измѣненія этого ядра состоятъ въ обособленіи вокругъ него слоя жидкаго вещества, который составляетъ содержимое зародышеваго пузырка и соотвѣтствуетъ ядерному соку. Вслѣдствіе появленія этого жидкаго слоя, ядерное вещество превращается въ nucleolus, или зародышевое пятнышко, которое затѣмъ распадается на нѣсколько отдѣльныхъ комочковъ: ядро переходитъ изъ унинуклеоларнаго въ мультинуклеоларное состояніе. Дальнѣйшія измѣненія ядрышекъ состоятъ въ постепенномъ уменьшеніи ихъ до тѣхъ поръ, пока онѣ совершенно не исчезаютъ. Въ зрѣлыхъ яйцахъ ядрышекъ не существуетъ; по всей вѣроятности они растворяются въ ядерномъ соку.

ГЛАВА II.

ЗРѢЛОЕ ЯЙЦО.

Зрѣлыя яйца стерляди выпадаютъ, какъ извѣстно, во время метанія икры изъ яичниковъ въ полость тѣла, проходятъ отсюда черезъ брюшныя отверстія яйцеводовъ въ яйцеводы и выносятся черезъ половое отверстіе наружу. Яйца, лежащія въ яичникахъ, имѣютъ нѣсколько продолговатую, овоидную форму; иногда при прохожденіи черезъ яйцеводы, вслѣдствіе давленія стѣнокъ послѣднихъ, онѣ удлиняются и сдавливаются, но послѣ выхода изъ полового отверстія онѣ опять принимаютъ свою прежнюю форму и затѣмъ вскорѣ становятся почти совершенно сферическими.

Свѣже отложенное яйцо, около 2 mm. въ большемъ діаметрѣ, темно сѣраго цвѣта, исключая только узкой кольцеобразной полоски, расположенной въ передней части его, которая свѣтлѣе всей остальной поверхности яйца. Снаружи

покрыто довольно толстой капсулей, которая, какъ справедливо замѣчено Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ, состоитъ изъ двухъ оболочекъ: наружной и внутренней. Первая изъ этихъ оболочекъ можетъ быть названа хоріономъ, вторая—желточной оболочкой. Обѣ онѣ прилегаютъ сначала другъ къ другу такъ тѣсно, что съ трудомъ могутъ быть отдѣлены одна отъ другой; въ болѣе позднихъ стадіяхъ верхняя оболочка весьма легко отстаетъ отъ нижней; достаточно одного давленія пальцами, чтобы освободить яйцо отъ хоріона; эта легкость удаленія хоріона представляетъ чрезвычайно удобное обстоятельство, такъ какъ яйцо съ одной желточной оболочкой гораздо лучше плотнѣетъ въ спиртѣ и мюллеровской жидкости, чѣмъ покрытое хоріономъ.

Ковалевскій, *Овсянниковъ* и *Вагнеръ* описываютъ наружную оболочку яйца стерляди (хоріонъ) какъ толстую, шагренированную и липкую оболочку, посредствомъ которой вышедшее изъ половаго отверстія яйцо прилипаетъ къ подводнымъ предметамъ. Хотя эти качества легко могутъ быть подтверждены наблюденіемъ надъ любымъ стерляжимъ яйцомъ, но онѣ несправедливо приписываются хоріону. На окрашенныхъ поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ яйца можно безъ труда убѣдиться, что липкость и шероховатость поверхности его зависятъ не отъ хоріона, а отъ особыхъ оболочекъ, которыя располагаются на хоріонѣ и облекаютъ всю поверхность яйца. Такихъ оболочекъ двѣ и обѣ онѣ, въ отличіе отъ хоріона, состоятъ изъ клѣтокъ (фиг. 8 А и 8 В Gr). Внутренняя оболочка такъ плотно прилегаетъ къ хоріону, что кажется почти приросшею къ послѣднему (1), наружная же легко отдѣляется отъ яйца и на поперечныхъ разрѣзахъ является обыкновенно въ видѣ лоскутковъ, прикрѣпленныхъ только въ нѣкоторыхъ мѣстахъ къ хоріонѣ.

(1) На рисункѣ (фиг. 8 В) она обозначена рядомъ черточекъ.

Клѣтки, изъ которыхъ состоять упомянутыя оболочки, могутъ быть легко наблюдаемы на окрашенныхъ препаратахъ, благодаря тому что ядра ихъ очень хорошо красятся гематоксилиномъ, карминомъ и проч. Клѣточное строеніе сохраняется однако въ оболочкахъ недолго; уже скоро послѣ оплодотворенія въ оболочкахъ съ трудомъ можно различить нѣкоторыя только ядра, а во время сегментаціи яйца ядра становятся совершенно незамѣтными: оболочки превращаются въ слой липкаго вещества, не имѣющаго уже и слѣда прежней ячеистой структуры.

Что касается до происхожденія описанныхъ оболочекъ, то едва ли можно сомнѣваться, что онѣ образуются изъ обоихъ клѣточныхъ слоевъ, облекающихъ яйцевую клѣтку въ яичникѣ. Въ пользу этого говоритъ и сходство въ строеніи оболочекъ зрѣлаго яйца съ упомянутыми слоями. Внутренняя, плотно прилегающая къ хоріону, оболочка представляетъ остатокъ гранулозы, которая еще въ самыхъ раннихъ стадіяхъ плотно прилегаетъ къ яйцевой клѣтки. Весьма вѣроятно, что хоріонъ образуется какъ выдѣленіе гранулозы. Наружная оболочка (фиг. 8 и 9 Fep) представляетъ по своему строенію большое сходство съ фолликулярнымъ эпителіемъ и, по всей вѣроятности, составляетъ остатокъ послѣдняго. Въ яичникѣ, эпителій фолликулы не прилегаетъ къ гранулозѣ и къ яйцевой клѣтки; въ зрѣломъ яйцѣ мы видимъ тоже самое, наружная оболочка въ нѣкоторыхъ мѣстахъ только прикасается къ яйцу и легко можетъ быть отдѣлена отъ послѣдняго при дѣланіи поперечныхъ разрѣзовъ.

Существованіе ячеистой на оболочки поверхности зрѣлаго яйца стерляди не представляетъ исключительнаго явленія. Аналогичные случаи выхожденія гранулознаго слоя вмѣстѣ съ яйцомъ, хотя въ нѣсколько иной формѣ, чѣмъ у стерлядей,

встрѣчается у костистыхъ рыбъ. *I. Мюллеръ* (1) описалъ въ 1854 году наружную капсулу на яйцахъ окуня. *Кёлликеръ*, который назвалъ эту капсулу студенистой (Gallertkapsel), полагаетъ, что она образуется изъ гранулозы, клѣтки которой, въ формѣ отростковъ проникаютъ внутрь капсулы и придаютъ послѣдней своеобразный видъ. По своему происхожденію, студенистая капсула окуней совершенно соотвѣтствуетъ клѣтчатому гранулозному слою яйца стерлядей: оба эти образованія происходятъ изъ гранулозной оболочки яйца и представляютъ только различія въ окончательной формѣ своего развитія. Подобныя же образованія замѣчаются и у другихъ животныхъ. Еще Бишоффъ, показалъ, что у млекопитающихъ животныхъ яйцо, находящееся въ яйцеводахъ, одѣто ячеистой оболочкой, которая вмѣстѣ съ яйцомъ выходитъ изъ яичника. Эта оболочка есть гранулозная оболочка, облекающая яйцевую клѣтку въ яичникѣ.

Микроскопическое изслѣдованіе яйцевой капсулы показываетъ что оболочки яйца: хоріонъ и желточная оболочка, въ то время когда онѣ не разъединены искусственнымъ путемъ, представляютъ три слоя. (фиг. 8 B. Eh) Два изъ нихъ: наружный и внутренній почти одинаковой толщины, средній же тоньше ихъ. Отдѣливъ хоріонъ отъ желточной оболочки, можно убѣдиться, что хоріонъ состоитъ изъ двухъ слоевъ, желточная оболочка изъ одного.

На верхнемъ полюсѣ яйца находится микропиле, которое было уже описано моими предшественниками. Отыскать микропиле на яйцахъ, консервированныхъ въ спирту или мюллеровской жидкости, довольно трудно, и всѣ мои прежнія старанія найти его оказывались напрасными до тѣхъ поръ, пока я не изслѣдовалъ свѣжихъ яицъ. Отвер-

(1) Müller's Archiv 1854 стр. 186 и слѣд.

стія микропиле такъ малы, что онѣ вѣроятно совершенно сжимаются отъ дѣйствія консервативныхъ жидкостей, стягивающихъ яйцевую капсулу; поэтому на консервированныхъ яйцахъ такъ трудно отыскать эти отверстія. По Ковалевскому, Овсянникову и Вагнеру микропиле состоитъ изъ 7 отверстій, изъ которыхъ одно лежитъ въ срединѣ всего микропильнаго аппарата остальные окружаютъ его въ формѣ круга (loc. cit. стр. 172). Микропильный аппаратъ стерляжьяго яйца состоитъ дѣйствительно изъ нѣсколькихъ отверстій, но не изъ семи, какъ полагаютъ Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ, а изъ различнаго числа и притомъ отверстія эти лежатъ не всегда въ такомъ порядкѣ, какъ это описано упомянутыми учеными, а представляютъ весьма различное расположеніе. Изслѣдовавъ довольно значительное количество микропильныхъ аппаратовъ я не могъ найти двухъ, которые по числу отверстій и по расположенію ихъ были бы одинаковы другъ съ другомъ. На фиг. 9 А, В, С изображены для примѣра три аппарата, которыя представляютъ три различныя видоизмѣненія въ расположеніи и числѣ микропильныхъ отверстій. На одномъ изъ аппаратовъ можно замѣтить всего только 5 отверстій; другіе два состоятъ изъ 8 и изъ 13 отверстій, расположенныхъ безъ всякаго порядка. Каждое отверстіе представляетъ очень маленькую кратерообразную ямку, окруженную тонкими валиками.

Желтокъ представляетъ въ свѣжемъ состояніи тягучую массу, содержащую въ большемъ количествѣ капли жира и желточные зернышки. На поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ въ желткѣ можно различить нѣсколько частей, которыя представляютъ значительный морфологическій интересъ при сравненіи съ желткомъ яицъ амфибій и костистыхъ рыбъ. Ва виду того, что сегментація желтка стерляжьихъ яицъ, какъ увидимъ дальше, представляетъ интере-

сную переходную форму между частичной сегментаціей костистыхъ рыбъ и полной—амфибій, я считаю необходимымъ нѣсколько подробнѣе разсмотрѣть строеніе желтка неоплодотвореннаго зрѣлаго яйца. Это тѣмъ болѣе необходимо, что особенности сегментаціи стерляжьяго яйца зависятъ по моему мнѣнію отъ строенія желтка и отъ болѣе рѣзкаго разграниченія протолейцита и дейтолейцита, чѣмъ въ яйцахъ амфибій и поэтому я считаю нужнымъ прежде всего обратить вниманіе именно на эти двѣ составные части желтка стерляжьихъ яицъ. На продольныхъ разрѣзахъ яицъ различіе между протолейцитомъ дейтолейцитомъ [1] выступаетъ довольно рѣзко. *Протолейцитъ* (фиг. 8 A, Sp) занимаетъ всю периферическую часть яйца и представляетъ утолщеніе на верхнемъ полюсѣ яйца; онъ состоитъ изъ мелкозернистой протоплазмической массы и содержитъ на периферіи большое количество пигмента. *Дейтолейцитъ* (фиг. 8 A, Sc) лежащій въ центральной части яйца, представляетъ напротивъ крупнозернистую массу, содержащую большое количество жиру и желточныхъ зеренъ. Между обѣими этими частями не существуетъ рѣзкой границы, такъ какъ дейтолейцитъ, подходя къ периферіи яйца,

---

[1] Я долженъ замѣтить, что, употребляя эти названія, я считаю различія между обѣими частями желтка въ морфологическомъ такъ въ физіологическомъ отношеніи болѣе количественными, чѣмъ качественными. Протолейцитъ не представляетъ исключительно образовательной желтка, такъ какъ въ пограничномъ его слоѣ съ дейтолейцитомъ находятся желточныя зернышки т. е. составная часть дейтолейцита. Дейтолейцитъ еще менѣе можетъ считаться исключительно питательнымъ желткомъ, такъ какъ основа его, въ которой заключены желточныя зерна, жиръ и проч. питательныя части желтка, состоитъ изъ мелкозернистаго желтка или протолейцита. Разница между обѣими этими частями заключается въ томъ, что въ одной изъ нихъ значительно преобладаетъ мелкозернистая протоплазма (въ протолейцитѣ), въ другой—питательныя части: жиръ, желточныя зерна и проч. (въ дейтолейцитѣ).

теряетъ свой крупнозернистый характеръ и мало по малу переходитъ въ протолейцитъ.

Протолейцитъ (фиг. 8 A. Sp) какъ сказано, облекаетъ всю центральную часть желтка, располагается на периферіи яйца и утолщается на верхнемъ его полюсѣ. Периферическая часть его очень тонка и большею частью наполнена пигментомъ. Пигментъ ложится довольно густымъ слоемъ [illegible] яйца и является въ формѣ мельчайшихъ темныхъ зернышекъ, которыя по мѣрѣ удаленія къ центру болѣе и болѣе разсѣеваются въ основной прозрачной массѣ. При большихъ увеличеніяхъ можно замѣтить, что не смотря на то, что пигментъ скопляется на периферіи яйца, самая поверхность яйца не содержитъ почти пигмента и является въ видѣ очень тонкой прозрачной оторочки, лежащей тотчасъ же подъ желточной оболочкой. Основное вещество протолейцита представляетъ совершенно прозрачную массу, въ которой въ довольно значительномъ количествѣ находятся блестящія прозрачныя зернышки. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи къ центру, зернышки становятся крупнѣе и наконецъ на самой границѣ съ дейтолейцитомъ, можно замѣтить ясный переходъ мельчайшихъ зернышекъ периферической части желтка въ болѣе крупныя зерна центральной. Верхнее утолщеніе протолейцита по своему строенію совершенно похоже на периферическую часть. Оно занимаетъ почти [illegible] часть длины яйца и также по мѣрѣ приближенія къ центральной части яйца становится болѣе крупнозернистымъ. Не смотря на то, что граница этой части относительно дейтолейцита такъ-же не рѣзка, какъ и въ периферической части, на спиртовыхъ препаратахъ, въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, эта верхняя часть можетъ быть весьма легко отдѣлена отъ остальной массы яйца. Иногда между этой частью и дейтолейцитомъ скопляется даже жидкость въ видѣ маленькихъ островковъ

(напр. фиг. 20), которые образуютъ довольно рѣзкую границу между протолейцитомъ и дейтолейцитомъ; но это явленіе должно отнести къ вліянію спирта или другихъ консерваціонныхъ средствъ. На яйцѣ снаружи, нижняя граница утолщенной части протолейцита составляетъ тонкое кольцо, отличающееся отъ остальной массы желтка болѣе блѣднымъ цвѣтомъ; оно было упомянуто выше.

Дейтолейцитъ, располагающійся въ срединѣ яйца (фиг. 8, Sc) характеризуется присутствіемъ большаго количества желточныхъ зернышекъ и жировыхъ капель. Основное вещество его состоитъ изъ той же мелкозернистой массы, какъ и въ протолейцитѣ: присутствіе этого вещества можетъ быть легко констатировано на поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ. Жировые капли имѣютъ въ свѣжемъ яйцѣ сферическую форму, сильно преломляютъ свѣтъ и окрашены въ желтый цвѣтъ; на разрѣзахъ яицъ сохраненныхъ въ спирту, онѣ являются въ видѣ промежутковъ различной формы—это различіе формы происходитъ вслѣдствіе слiянiя капель вмѣстѣ—заключенныхъ въ массѣ основнаго вещества. Желточные зернышки имѣютъ характерную навицеллеобразную форму и лежатъ массами между жировыми каплями. Они въ свою очередь окружаются множествомъ мелкихъ, сильно преломляющихъ свѣтъ, тѣлецъ, которые очень похожи на зернышки описанныя въ протолейцитѣ. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія можно встрѣтить въ желткѣ различныя формы желточныхъ зернышекъ; во многихъ случаяхъ зернышки теряютъ свою прежнюю навицеллеобазную форму, увеличиваются въ объемѣ и принимаютъ неправильные очертанія. На основаніи наблюденій подъ многими такими измѣненными зернышками, я полагаю, что такія измѣненія предшествуютъ дробленію зернышка на нѣсколько частей. По крайней мѣрѣ, въ энтодермическихъ клѣткахъ, происходящихъ удаленымъ

образомъ изъ дейтолейцита, часто можно встрѣтить на ряду съ измѣненными желточными зернышками также и обломки ихъ. По всей вѣроятности, дробленіе желточныхъ зернышекъ имѣетъ цѣлью болѣе удобную ихъ ассимиляцію.

Сравнивая описанныя составныя части желтка стерляжьихъ яицъ съ частями яйца костистыхъ рыбъ, нельзя не найти между тѣми и другими большаго сходства. Въ яйцѣ костистыхъ рыбъ различаютъ, какъ извѣстно, двѣ составныя части, которыя обозначаются различно. Одну изъ этихъ частей, мелкозернистую называютъ зачаткомъ, корковымъ слоемъ или главнымъ желткомъ (Hauptdotter, Гисъ), другую питательнымъ или придаточнымъ желткомъ (Nebendotter, Гисъ). Изъ изслѣдованій *Гиса* (¹) и *Овсянникова* (²) надъ яйцами костистыхъ рыбъ и *Бальфора* (³) и *А. Шульца* (⁴) надъ яйцами поперечноротыхъ слѣдуетъ, что какъ главный такъ и придаточный желтокъ у этихъ рыбъ учавствуютъ активно въ образованіи зародыша, слѣдовательно имѣютъ значеніе образовательнаго желтка. Такимъ образомъ прежнее воззрѣніе, по которому различали питательный и образовательный желтокъ въ меробластическихъ яйцахъ, не выдерживаетъ критики. У стерлядей такое дѣленіе является еще болѣе искусственнымъ, такъ какъ у нихъ и та и другая часть учавствуютъ въ процессѣ сегментаціи одинаково, не смотря на то что въ неоплодотворенномъ яйцѣ онѣ могутъ быть различаемы также ясно, какъ и у костистыхъ рыбъ. Периферическій слой протолейцита соотвѣтствуетъ корковому слою яйца костистыхъ

---

(1) *His* Untersuchungen üder das Ei etc der Knochenfische.

(2) *Owsjannikoff* Uber die Entwick. des Corregonus lavaretus. Melanges biolog. 1871, стр. 208.

(3) *Balfour* The develop. of elasmobr. Fisches, Journ. of. Anat. and Phys. T. X, ч II.

(4) Arch. für micr. Anat. T. XII.

рыбъ (названному Эллахеромъ совершенно неосновательно желточной оболочкой, Dotterhaut); верхнее утолщеніе этого слоя соотвѣтствуетъ „зачатку“ яйца костистыхъ рыбъ (Keim нѣмецкихъ авторовъ). Дейтолейцитъ составляетъ часть гомологичную побочному желтку яйца костистыхъ рыбъ; хотя онъ дробится, тогда какъ побочный желтокъ (какъ принимаютъ) не дробится, но, какъ увидимъ въ главѣ о сегментаціи, это различіе въ дѣйствительности сводится только на форму сегментаціи, и не представляетъ существеннаго различія. Отношеніе протолейцита и дейтолейцита другъ къ другу въ стерляжьемъ яйцѣ вполнѣ аналогично съ отношеніемъ главнаго и побочнаго желтковъ костистыхъ рыбъ. Въ неоплодотворенномъ яйцѣ костистыхъ рыбъ „зачатокъ“ представляетъ плоскій, сплющивающійся къ краямъ кружокъ, обращенный внѣшнею своею частью къ яйцевой капсулѣ, а внутреннею частью и краями опирающійся на корковый слой (*His* loc. cit стр. 5). Наблюденія всѣхъ ученыхъ болѣе или менѣе сходны съ этимъ описаніемъ Гиса. *Фогтъ* нашелъ тоже самое въ яйцахъ Corregonus. *Куппферъ* у Spinachia vulgaris и Belone. *Эллахеръ* замѣчаетъ также, что границы зачатка въ яйцахъ форели очень трудно опредѣлить. Совершенно тоже отсутствіе рѣзкихъ границъ мы видимъ и въ яйцахъ стерлядей, какъ это было упомянуто прежде.

Зародышевый пузырекъ помѣщается у стерлядей, какъ и у костистыхъ рыбъ, въ зачаткѣ. Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ замѣчаютъ, что зародышевый пузырекъ просвѣчиваетъ черезъ верхній полюсъ яйца (loc. cit стр. 171), я не знаю къ какой именно стадіи развитія относится это замѣчаніе. Судя по тому, что они описываютъ верхній полюсъ яйца бѣлымъ, надо полагать, что это описаніе относится къ тому времени, когда на верхнемъ полюсѣ яйца появляется болѣе пятно, какъ это изображено на фиг. 12.

Въ это время зародышевый пузырекъ исчезаетъ, но бѣлое пятно легко можетъ быть принято за просвѣчивающій зародышевый пузырекъ. Раньше же этого я не могъ различить снаружи зародышеваго пузырька и полагаю, что едва ли онъ въ это время можетъ быть различаемъ черезъ пигментный слой протолейцита, тѣмъ болѣе, что онъ лежитъ на $^1/_8$ mm подъ поверхностью яйца. Зародышей пузырекъ ([1]) представляетъ овальное жидкое тѣло, ограниченное снаружи уплотненнымъ слоемъ зачатка. Уже прежде было сказано, что зародышевый пузырекъ и въ раннихъ стадіяхъ развитія не имѣетъ собственныхъ стѣнокъ, такъ что оно собственно говоря не заслуживаетъ названія „пузырекъ". Онъ представляетъ скорѣе полость въ массѣ зачатка, наполненную жидкимъ легко красящимся въ гематоксилинѣ веществомъ. Благодаря довольно значительной величинѣ, до 0,39 mm въ бо́льшемъ діаметрѣ, онъ можетъ быть очень легко различаемъ на разрѣзахъ невооруженнымъ глазомъ. Что касается содержимаго зародышеваго пузырька, составляющаго главную составную часть его, то на основаніи изложенныхъ въ предыдущей главѣ фактовъ легко придти къ заключенію, что оно есть смѣсь обѣихъ веществъ различаемыхъ въ ядрѣ яйцевой клѣтки: ядернаго вещества и ядернаго сока. Nucleolus, который состоялъ изъ ядернаго вещества, растворяется какъ сказано выше въ ядерномъ соку; вещество зародышеваго пузырька, послѣ этого растворенія, принимаетъ свой примитивный характеръ, свойственный самой первоначальной стадіи развитія ядра. Поэтому оно красится также хорошо гематоксилиномъ, какъ и первичное ядро.

([1]) Въ моемъ предварительномъ сообщеніи оно названо «зародышевою полостью».

Зародышевый пузырекъ молодыхъ яицъ находится почти въ центрѣ яйца; въ зрѣлыхъ яйцахъ, какъ описано сейчасъ, оно лежитъ въ „зачаткѣ", слѣдовательно въ верхней части яйца. Эта разница въ положеніи свидѣтельствуетъ о томъ, что у стерлядей, какъ и у множества другихъ животныхъ (костистыхъ рыбъ (Эллехеръ), амфибій (Гётте, Бамбекъ и О. Рертвичъ)) по мѣрѣ созрѣванія яйца, зародышевый пузырекъ подвигается къ поверхности яйца. Онъ не подходитъ однако у стерлядей никогда такъ близко къ поверхности яйца, какъ у другихъ упомянутыхъ животныхъ.

Большинство ученыхъ описываютъ зародышевый пузырекъ позвоночныхъ животныхъ, какъ настоящій пузырекъ, имѣющій собственную оболочку. По изслѣдованіямъ Эллахера (1) зародышевый пузырекъ форели имѣетъ толстую оболочку, пронизанную поровыми каналами. Эта оболочка выходитъ вмѣстѣ съ содержимымъ и является на поверхности зачатка въ видѣ круглаго, плоскаго покрывала. *Гётте* (2) описываетъ также оболочку на зародышевомъ пузырькѣ Bombinator igneus; при переходѣ пузырька изъ центра яйца къ периферіи, оболочка остается на прежнемъ мѣстѣ пузырька и тамъ изчезаетъ. *О. Гертвигъ* (3) полагаетъ напротивъ что весь зародышевый пузырекъ у амфибій съ оболочкой совершаетъ странствіе отъ центра яйца къ периферіи; онъ находилъ въ пузырькахъ лежащихъ непосредственно подъ поверхностью желтка—оболочку.

Строеніе зародышеваго пузырька стерлядей не соотвѣтствуетъ ни одному изъ этихъ описаній и согласуется напротивъ съ взглядомъ *Фоля*, высказаннымъ въ его прекрасныхъ изслѣдованіяхъ о началѣ развитія различныхъ жи-

---

(1) Zeitschr. für wiss Zoologie Bd. XXII стр. 406.
(2) Entwikelungsgeschichte der Unke.
(3) Morphl. Jahrbuch Bd. III,

[illegible]

[illegible]

[illegible]

ГЛАВА III.

ОПЛОДОТВОРЕНІЕ И СЕГМЕНТАЦІЯ.

Матеріалъ для изученія различныхъ стадій развитія стерлядей получается при помощи искуственнаго оплодотворенія яицъ, которое обыкновенно удается весьма легко и состоитъ въ томъ, что легкимъ давленіемъ заставляютъ самку выносить яйца, самца—выбрасыватъ сѣмя. Яйца, выпавшія изъ половаго отверстія самки, падаютъ на дно приготовленнаго съ этой цѣлью сосуда и тотчасъ же прилипаютъ къ нему, благодаря присутствію описанной въ предыдущей главѣ гранулозной оболочки. Въ такомъ видѣ, приклѣенныя къ дну тарелки, яйца развиваются обыкновенно весьма успѣшно, весьма годны для перевозки на дальнія разстоянія и совершенно не страдаютъ отъ перевозки.

На свѣжихъ яйцахъ можно уже наблюдать весьма многія и важныя эмбріональныя явленія, что и было сдѣлано моими предшественниками. Для изученія же анатомическаго строенія зародыша въ различныя стадіи его развитія, необходимо оплотнѣніе яицъ, чтобы сдѣлать ихъ пригодными для разрѣзовъ. При выборѣ жидкостей для оплотнѣнія особенно первыхъ стадій развитія зародыша, а именно сегментирующихся яицъ, надо быть очень осторожнымъ. При началѣ моихъ занятій я употреблялъ для всѣхъ стадій развитія мюллеровскую жидкость и перекладывалъ яйца пролежавшія извѣстное время въ мюллеровской жидкости—въ спиртъ. Для такихъ яицъ, въ которыхъ сегментація уже кончилась и идетъ образованіе зародышевыхъ листовъ, эта манипуляція даетъ очень хорошіе результаты; для сегментирующихся яицъ она совершенно не пригодна, какъ я убѣдился впослѣдствіи. Поперечные разрѣзы сегментирующихся яицъ, окрѣпшихъ въ

мюллеровской жидкости, или въ хромовой кислотѣ, представляютъ картины совершенно подобныя тѣмъ, которыя были описаны Штриккеромъ ([1]) для яица форели и которыя Штриккеръ объяснилъ какъ почкованіе сегментныхъ клѣтокъ. Сравнивши яйца окрѣпшія въ упомянутыхъ жидкостяхъ съ свѣжими яйцами въ періодѣ сегментаціи, я пришелъ къ такому же заключенію, какъ Эллахеръ ([2]), провѣрявшій наблюденія Штриккера; я убѣдился, что яйца въ этомъ періодѣ весьма сильно измѣняются отъ дѣйствія хромовой кислоты: сегментныя клѣтки сжимаются, даютъ отростки и являются на разрѣзахъ въ такой формѣ, которая легко можетъ подать поводъ къ заключенію, подобному Штриккеровскому. Поэтому я клалъ яйца въ спиртъ, или же варилъ ихъ и затѣмъ обработывалъ хромовой кислотой. Тотъ и другой способъ ведутъ къ одному результату: яйца умираютъ мгновенно и вслѣдствіе этого сегментныя клѣтки не имѣютъ времени измѣнить свою форму. Я предпочитаю обработку яицъ спиртомъ, такъ какъ при вареніи ихъ и оплотненіи затѣмъ хромовой кислотой, онѣ дѣлаются очень разсыпчатыми.

Изъ того, что было сказано въ предыдущей главѣ о строеніи яйца ясно, что яйцо вышедшее изъ половаго отверстія самки состоитъ изъ слѣдующихъ частей: 1) оболочекъ (гранулозной, хоріона и желточной), 2) крупнозернистой центральной желточной массы (питательнаго желтка), 3) зачатка, переходящаго въ корковый слой, состоящаго изъ мелкозернистой массы и заключающаго зародышевый пузырекъ, названный мною въ предварительномъ сообщеніи „зародышевой плотностью“, по причинѣ отсутствія на немъ оболочки. Изъ всѣхъ этихъ частей наиболѣе дѣятельными въ

([1]) Wien. Sitzungsberichte. 1865 Bd. 51 II
([2]) Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. XII

первое время развитія являются зачатокъ и зародышевый пузырекъ. Для болѣе легкаго пониманія явленій, происходящихъ въ этихъ двухъ частяхъ до оплодотворенія, я считаю не лишнимъ напомнить, что зачатокъ въ свѣже-положенномъ яйцѣ состоитъ изъ плотной мелкозернистой массы, которая уплотняется еще болѣе вокругъ зародышеваго пузырька. Вещество зародышеваго пузырька представляетъ совершенно однородную массу, плотнѣющую въ спирту и хорошо окрашивающуюся гематоксилиномъ.

Черезъ $^1/_2$—$^3/_4$ часа послѣ откладыванія яйца, въ зачаткѣ можно замѣтить уже значительныя измѣненія (фиг. 11). Яйцо еще не оплодотворено, или покрайней мѣрѣ неимѣетъ никакихъ признаковъ, указывающихъ на его оплодотвореніе. Самое важное измѣненіе, которое замѣчается на поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 11) яицъ въ такихъ первоначальныхъ стадіяхъ развитія есть отсутствіе зародышеваго пузырька. Зародышевый пузырекъ исчезаетъ. Въ связи съ этимъ исчезновеніемъ становится замѣтными измѣненія въ массѣ зачатка. Мелкозернистое вещество зачатка, которое въ свѣжеположенныхъ яйцахъ является плотнымъ, заключаетъ въ настоящее время множество мелкихъ промежутковъ различной формы, наполненныхъ однородной массой, хорошо окрашивающеюся гематоксилиномъ и очень похожею на вещество бывшаго зародышеваго пузырька. Промежутки эти имѣютъ видъ островковъ, разсѣянныхъ въ веществѣ зачатка. (фиг. 11 N).

Исчезаніе зародышеваго пузырька, которое было замѣчено уже старыми эмбріологами, представляетъ, какъ показываетъ огромное большинство новѣйшихъ изслѣдованій, явленіе чрезвычайно распространенное. Въ настоящее время извѣстно множество фактовъ, которые доказываютъ несомнѣнно, что у всѣхъ животныхъ зародышевый пузырекъ ис-

чезаетъ или совершенно, или только отчасти и что это исчезанія совершается обыкновенно до оплодотворенія яйца. Какимъ образомъ однако совершается это исчезаніе? что дѣлается при этомъ съ зародышевымъ пузырькомъ? выходитъ ли онъ наружу яйца, или тѣмъ или другимъ способомъ растворяется въ массѣ яйца?—это вопросы, которые требуютъ болѣе подробнаго изслѣдованія. Для разрѣшенія подобныхъ вопросовъ необходимъ прежде всего удобный матеріалъ, а именно яйца такихъ животныхъ, у которыхъ можно подъ микроскопомъ прослѣдить постепенный ходъ измѣненій той или другой части. Результаты, добытыя на такомъ матеріалѣ очень часто разомъ освѣщаютъ множество извѣстныхъ уже фактовъ, для объясненія которыхъ существующихъ только догадки. Стерляжьи яйца въ этомъ случаѣ совершенно не удовлетворяютъ подобнымъ требованіямъ; онѣ непрозрачны, слѣдовательно представляютъ большія трудности для наблюденій надъ внутренними измѣненіями, совершающимися въ нихъ. Поэтому для разъясненія способа исчезанія зародышеваго пузырька обратимся къ существующимъ на этотъ счетъ даннымъ, извѣстнымъ относительно другихъ животныхъ. Мы увидимъ, что описанныя явленія въ стерляжьемъ яйцѣ находятъ себѣ объясненія въ аналогичныхъ явленіяхъ другихъ животныхъ.

Относительно способа исчезанія зародышеваго пузырька существуютъ въ наукѣ различные взгляды, которые могутъ быть соединены въ двѣ группы. Одни ученые принимаютъ, что зародышевый пузырекъ выталкивается in toto наружу, другіе утверждаютъ, что вещество зародышеваго пузырька расплывается въ массѣ желтка и принимаетъ участія въ образованіи нѣкоторыхъ, неимѣющихъ прямаго отношенія къ развитію, продуктовъ яйца, какъ напр. такъ называемыхъ полярныхъ пузырьковъ (Richtungs bläschen) червей и моллюсковъ,

„воалеобразнаго тѣла“ (Schleierförmiger Körper) у амфибій и проч.

Представителемъ перваго взгляда можетъ служить *Эллахеръ* (¹), который наблюдалъ выталкиваніе зародышеваго пузырька на яйцахъ форелей и пришелъ на основаніи своихъ наблюденій къ тому заключенію, что этотъ способъ изчезанія зародышеваго пузырька свойственъ всѣмъ позвоночнымъ животнымъ. Дальнѣйшія наблюденія далеко не подтвердили этого взгляда. Такъ *Бальфуръ* (²) въ своихъ прекрасныхъ наблюденіяхъ надъ развитіемъ поперечноротыхъ рыбъ принимаетъ, что выталкивается наружу только оболочка зародышеваго пузырька, самое же вещество послѣдняго поглощается яйцомъ. Это заключеніе *Бальфура* вполнѣ согласно съ большинствомъ наблюденій сдѣланыхъ въ послѣднее время надъ яйцами какъ позвоночныхъ, такъ и безпозвоночныхъ животныхъ.

Въ настоящее время положительно извѣстно, что у амфибій зародышевый пузырекъ не выталкивается наружу. По крайней мѣрѣ ни одинъ изъ новѣйшихъ наблюдателей, какъ *Гетте* (³), *Бамбекъ* (⁴) и *О. Гертвигъ* (⁵), принадлежатъ самыя подробныя изслѣдованія относительно первыхъ процессовъ развитія амфибій, не видѣлъ выталкиванія зародышеваго пузырька. Тоже самое можно сказать и относительно большинства безпозвоночныхъ животныхъ, относительно которыхъ имѣются въ настоящее время весьма важные и интересные наблюденія *О. Гертвига*, *Фоля*, *Бючли* и др.

---

(1) Arch. fur microsc. Anatomie Bd. VIII.

(2) The Journ. of Anat. and Physiology Vol X Part I стр. 381.

(3) Entwickelungsgeschichte der Unke.

(4) Bull. de l'Acad. Royale des sciences etc. de Belgique. T. XXX 1871 и T. XLI 1876.

(5) Morphol. Jahrbuch Bd III.

Въ высшей степени важны для объясненія **этихъ** явленій, происходящихъ въ яйцѣ въ первый періодъ развитія,— наблюденія *Фоля* ([1]) надъ яйцами эхинодермовъ. Яйца эхинодермовъ представляютъ въ этомъ отношеніи чрезвычайно удобные объекты для изслѣдованія, которыя благодаря своей прозрачности допускаютъ самыя точныя наблюденія первыхъ процессовъ развитія. По наблюденіямъ *Фоля* черезъ нѣсколько минутъ послѣ выхода яйца въ воду, зародышевый пузырекъ теряетъ свое сферическое очертаніе: оболочка его образуетъ множество складокъ и за тѣмъ растворяется въ массѣ желтка. Зародышевое пятнышко также сперва теряетъ свои контуры и впослѣдствіе совершенно исчезаетъ: оно растворяется въ массѣ желтка. Послѣ растворенія оболочки зародышеваго пузырька, вещество послѣдняго представляетъ неправильное тѣло безъ опредѣленныхъ очертаній; часть его подвигается къ периферіи яйца и участвуетъ въ образованіи пузырьковъ направленія, другая же остается и переходитъ въ такъ наз. яйцевое ядро, о которомъ рѣчь впереди. Прежнія наблюденія *О. Гертвига* ([2]) и *Ванъ-Бенедена* ([3]), по которымъ зародышевый пузырекъ у морскихъ ежей и морскихъ звѣздъ выталкивается наружу, *Фоль* объясняетъ какъ аномальныя явленія, происходящія вслѣдствіе сильнаго придавливанія яицъ стеклышкомъ. Онъ только при такихъ условіяхъ видѣлъ выхожденіе зародышеваго пузырька изъ яйца ([4]).

---

[1] Archives des sc. physiques et naturelles 1877. Avril. стр. 19 и слѣд.

[2] Morphol. Jahrbuch Bd. I.

[3] Bull. de l'Acad. etc de Belgique T. XLI.

[4] Въ послѣднее время *Г. Гертвигъ* пришелъ къ результатамъ совершенно тождественнымъ съ результатами *Фоля*.

Аналогично съ указаннымъ наблюденіемъ *Фоля* надъ морскими звѣздами, происходитъ исчезаніе зародышеваго пузырька у стерлядей. Зародышевый пузырекъ стерлядей расплывается въ массѣ желтка и является въ видѣ островковъ однородной массы разсѣянныхъ въ мелкозернистомъ веществѣ зачатка. Въ пользу того что эти островки происходятъ изъ зародышеваго пузырька говоритъ полное сходство вещества ихъ съ однороднымъ веществомъ зародышеваго пузырька, а также то, что они появляются только послѣ исчезанія зародышеваго пузырька.

Послѣ исчезанія зародышеваго пузырька, яйцо представляютъ клѣтку лишенную ядра. Подобное состояніе яйца извѣстно относительно многихъ животныхъ, изслѣдованныхъ въ эмбріологическомъ отношеніи. Извѣстно также, что послѣ исчезанія зародышеваго пузырька въ яйцѣ образуется новое ядро, которое принимаетъ участіе въ сегментаціи и можетъ быть названо первымъ сегментаціоннымъ ядромъ. До послѣдняго времени неизвѣстно было однако: какимъ образомъ происходитъ это новое ядро? Этотъ вопросъ выясненъ относительно многихъ животныхъ, благодаря блестящимъ работамъ нѣсколькихъ ученыхъ, между которыми первое мѣсто занимаютъ: Ауэрбахъ, Штрассбургеръ, Бючли, О. Гертвигъ и Фоль. Послѣ цѣлаго ряда изслѣдованій обнаружился въ высшей степени замѣчательный фактъ, а именно, что образованіе перваго сегментаціоннаго ядра представляетъ цѣлый рядъ въ высшей степени важныхъ явленій, которыя вызываются процессомъ оплодотворенія т. е. прониканіемъ сперматозоида внутрь яйца. Сперматозоидъ кладетъ начало образованію ядра въ яйцѣ, которое составляетъ часть будущаго сегментаціоннаго ядра и называется сѣмяннымъ ядромъ (О. Гертвигъ) или мужескимъ пронуклеусомъ (Ванъ-Бенеденъ). Ранѣе образованіе этого мужскаго ядра въ яйцѣ

образуется другое же тѣло которое называется **яйцевымъ** ядромъ (О. Гертвигъ) или женскимъ пронуклеусомъ (Ванъ-Бенеденъ). Совокупленіе или полное сліяніе обоихъ этихъ ядеръ ведетъ къ образованію перваго сегментаціоннаго ядра, которое является, слѣдовательно, какъ результатъ соединенія сперматозоида съ частью яйца, или, другими словами, какъ продуктъ сліянія частички отцовскаго (сперматозоида) и материнскаго (яичка или яйцеваго ядра) организмовъ.

Доказательство активнаго участія сѣмяннаго тѣльца въ образованіи перваго сегментаціоннаго ядра, изъ котораго образуются всѣ послѣдующія ядра развивающагося животнаго организма, составляетъ одно изъ важнѣйшихъ пріобрѣтеній эмбріологіи послѣдняго времени. Образованіе мужескаго ядра, совокупленіе его съ женскимъ и т. д. суть факты, которые не только выясняютъ сущность акта оплодотворенія яйца и значеніе этого акта для дальнѣйшаго развитія, но имѣютъ также громадное значеніе для объясненія многихъ важныхъ біологическихъ явленій, какъ наслѣдственность и проч. Поэтому я обратилъ при своихъ изслѣдованіяхъ особенное вниманіе на первыя стадіи развитія зародыша и именно на образованіе перваго сегментаціоннаго ядра. Такъ какъ при этомъ я долженъ былъ производить свои наблюденія на яйцахъ, положенныхъ въ извѣстныя стадіи развитія въ спиртъ, то конечно я не могъ прослѣдить этотъ процессъ съ такими подробностями, какъ это было сдѣлано *Фолемъ*, *О. Гертвигомъ* и друг. относительно оплодотворенія эхинодермовъ, у которыхъ весь процессъ можетъ быть легко прослѣженъ на живомъ яйцѣ подъ микроскопомъ. Мнѣ удалось констатировать происхожденіе перваго сегментаціоннаго ядра черезъ сліяніе двухъ ядеръ, и хотя я не могъ прослѣдить начало образованія мужескаго пронуклеуса, я убѣдился, что появленіе двухъ ядеръ находится въ прямой зависимости отъ оплодотворенія.

Черезъ часъ послѣ оплодотворенія становятся замѣтными первыя измѣненія въ яйцѣ. На верхнемъ полюсѣ яйца появляется бѣлое пятно съ весьма неясными очертаніями, которое лежитъ въ видѣ маленькаго облачка на темной поверхности зачатка (фиг. 12 Schek). Въ самомъ полюсѣ яйца это бѣлое пятно яснѣе, чѣмъ далѣе къ периферіи, гдѣ края его мало по малу теряются. Это послѣднее обстоятельство зависитъ отъ того, что слой вещества, выдѣляемый яйцомъ на верхнемъ полюсѣ яйца и кажущійся съ поверхности въ видѣ бѣлаго пятна, толще по срединѣ и мало по малу утончается къ краямъ.

На поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 13, 14, 15, 16, Schlk) это бѣлое пятно является въ видѣ слоя прозрачнаго однороднаго вещества, полулунной формы и тѣсно прилегающаго къ поверхности желтка. Въ центрѣ, т. е. какъ разъ на верхнемъ полюсѣ яйца, описываемая прозрачная масса внѣдряется въ массу зачатка въ видѣ воронки и теряется на извѣстной глубинѣ въ мелкозернистомъ веществѣ зачатка.

Прозрачное вещество составляетъ новообразованіе, существующее только во время оплодотворенія яйца; это видно изъ того, что до этого времени поверхность яйца не имѣетъ подобнаго покрова, а по прошествіи оплодотворенія упомянутый слой прозрачнаго вещества мало по малу всасывается. Отношеніе этого слоя къ зачатку показываютъ далѣе, что оно составляетъ выдѣленіе послѣдняго. Между тѣмъ и другимъ не существуетъ никакой границы: периферическій пигментный слой зачатка непосредственно переходитъ въ описанный слой прозрачной массы. На границѣ между обоими слоями, пигментныя зернышки располагаются гораздо рѣже, что и обусловливаетъ постепенность перехода и отсутствіе границы между зачаткомъ и новообразованнымъ веществомъ. Послѣднее относится къ зачатку совер-

шенно также какъ тонкій протоплазмическій ободокъ, описанный въ зрѣломъ яйцѣ и составляющій наружную часть корковаго слоя яйца.

Что образованіе однороднаго вещества происходитъ именно во время періода оплодотворенія, въ этомъ можно легко убѣдиться на разрѣзахъ. На поверхности упомянутаго вещества находится обыкновенно очень большое количество сѣмянныхъ тѣлъ, которыя прилипаютъ къ яйцу и весьма хорошо сохраняются на спиртовыхъ препаратахъ. Въ самой массѣ вещества часто можно замѣтить хвостики сперматозоидовъ, тогда какъ вся поверхность яйца усѣяна массою головокъ. Изслѣдованіе внутренняго строенія зачатка, о которомъ сейчасъ будетъ рѣчь, показываетъ что оплодотвореніе уже совершилось, внутри яйца находятся уже слѣды оплодотворенія. Изъ этого слѣдуетъ, что въ актѣ оплодотворенія участвуютъ не всѣ сперматозоиды проникающіе черезъ оболочку яйца. Большая часть ихъ остается на поверхности прозрачнаго слоя, выдѣляемаго яйцомъ и по всей вѣроятности мало по малу умираетъ.

Яйца стерлядей, которыя по своей непрозрачности допускаютъ наблюденія оплодотворенія только при помощи разрѣзовъ, представляютъ весьма неудобный объектъ для рѣшенія вопроса: участвуетъ ли въ оплодотвореніи яйца одинъ сперматозоидъ или нѣсколько.? Большинство наблюдателей, изслѣдовавшихъ этотъ вопросъ на яйцахъ доступныхъ наблюденію въ живомъ состояніи, пришли къ заключенію, что при оплодотвореніи принимаетъ участіе только одинъ сперматозоидъ; по наблюденіямъ *Фоля* (1) оказывается даже, что проникновеніе нѣсколькихъ сперматозоидовъ ведетъ за собою

---

(1) Morph. Jahrbuch Bd. III

ненормальное развитіе и образованіе уродливыхъ формъ. Не имѣя наблюденій надъ проникновеніемъ сперматозоидовъ внутрь яйца, я считаю однако à priori весьма возможнымъ и для стерлядей участіе одного только спермотозоида въ процессѣ оплодотворенія и нахожу косвенное доказательство этому въ упомянутомъ сейчасъ бездѣйствіи громаднаго количества сперматозоидовъ.

Сравнивая описанный прозрачный слой, выдѣляемый яйцомъ во время оплодотворенія, съ различными образованіями, появляющимися въ тотъ же періодъ у другихъ животныхъ, мы находимъ наибольшее сходство этого слоя съ тѣломъ, появляющимся на яйцахъ у лягушекъ и описаннымъ *О. Гертвигомъ* (¹) подъ именемъ „воалеобразнаго тѣла" (Schleierförmiger Körper). Послѣднее образуется также какъ и первое только на верхнемъ полюсѣ яйца и при томъ только во время оплодотворенія. *О. Гертвигъ* и *Бамбекъ* полагаютъ, что этотъ слой (желтый слой Бамбека) есть остатокъ зародышеваго пузырька, который выдавливается наружу. Это мнѣніе основывается главнымъ образомъ на сходствѣ желтаго слоя съ веществомъ зародышеваго пузырька. Такое же сходство можно замѣтить также и въ яйцахъ стерлядей, гдѣ прозрачный слой, образуемый яйцомъ и соотвѣтствующій желтому слою батрахій (schleierförmiger Körper), также легко красится гематоксилиномъ, какъ и вещество зародышеваго пузырька и также безструктуренъ, какъ послѣднее. У стерлядей этотъ слой представляетъ однако одну существенную разницу отъ желтаго слоя амфибій, а именно тѣсное соединеніе съ веществомъ зачатка. У амфибій желтый слой налегаетъ на поверхность яйца и отдѣляется отъ послѣдней рѣзкимъ контуромъ; у стерлядей эти обѣ части яйца совершенно нераздѣлены. Вслѣдствіе этого мнѣ кажется болѣе

вѣроятнымъ что желтый слой стерлядей происходитъ скорѣе вслѣдствіе разбуханія поверхностнаго надпигментнаго слоя зачатка, хотя я не отвергаю, что въ образованіи его можетъ принимать также и содержимое зародышеваго пузырька, которое, какъ описано выше, расплывается въ массѣ зачатка.

Переходимъ къ изслѣдованію внутренняго строенія зачатка, которое въ этой стадіи представляетъ въ высшій степени замѣчательныя измѣненія. Первое, что бросается въ глаза даже при поверхностномъ обзорѣ препаратовъ есть измѣненіе пигментнаго слоя. Послѣдній чрезвычайно сильно утолщается, при чемъ наиболѣе утолщенная часть его занимаетъ верхній полюсъ яйца. Отсюда пигментъ проникаетъ внутрь зачатка и доходитъ въ видѣ цилиндрической полосы, состоящей изъ множества тонкихъ пигментыхъ струекъ, до средины толщины зачатка. Здѣсь пигментная полоса прекращается и оканчивается въ большинствѣ случаевъ рѣзкой горизонтальной линіей. Отношеніе пигментнаго слоя къ описанному выше прозрачному слою можно опредѣлить на разрѣзахъ, проходящихъ какъ разъ черезъ полюсъ яйца. На такихъ препаратахъ можно замѣтить, что пигментный слой въ самомъ центрѣ поверхности зачатка углубляется въ видѣ кратера съ закругленными краями. Это углубленіе выполнено прозрачнымъ слоемъ и именно среднею конусообразною частью его, которая запираетъ углубленіе въ видѣ пробки и затѣмъ разливается по периферіи яйца. Какъ средняя, такъ и периферическія части прозрачнаго слоя непосредственно соединяются съ пигментнымъ слоемъ; между тѣмъ и другимъ, какъ сказано выше, нѣтъ рѣзкой границы.

Пигментная полоска внутреннимъ своимъ концомъ упирается въ прозрачное блѣдное пятно, окруженное отчасти пигментными зернышками. Это пятно (фиг. 13 Pnm), состоящее изъ комка мелкозернистой массы и не имѣющее снаружи

оболочки, какъ показываютъ слѣдующія стадіи развитія, представляетъ одно изъ ядеръ (или такъ наз. пронуклеусъ), принимающихъ участіе въ образованіи перваго сегментаціоннаго ядра. Важная роль, которую играетъ это образованіе въ дальнѣшемъ развитіи и имено въ первыхъ измѣненіяхъ яйца, заставляетъ насъ остановиться на немъ нѣсколько долѣе и прослѣдить подробнѣе тѣ измѣненія, которыя ведутъ за собою образованіе перваго сегметаціоннаго ядра.

Фиг. 13, 13 А, 14, 14 А, 15, 15 А и 16, 16 А представляютъ различныя стадіи развитія перваго сегментаціоннаго ядра начиная съ того момента, когда въ зачаткѣ находится всего одинъ только пронуклеусъ и кончая процессомъ сліянія двухъ пронуклеусовъ въ одно общее сегментаціонное ядро. Время появленія перваго пронуклеуса (фиг. 13 Pnm) позволяетъ опредѣлить значеніе его т. е. рѣшить вопросъ составляетъ ли онъ мужскую или женскую часть будущаго сегментаціоннаго ядра. Пронуклеусъ въ стадіи изображенной на фиг. 13, является только тогда, когда замѣтны снаружи первые признаки оплодотворенія: на поверхности прозрачнаго слоя находится въ это время, какъ сказано выше, множество сѣмянныхъ тѣлъ. Другаго ядра не существуетъ; оно образуется позже и, какъ увидимъ ниже, не на периферіи яйца, гдѣ обыкновенно образуется мужескій пронуклеусъ, а внутри зачатка, гдѣ появляется женскій пронуклеусъ. Эти данныя служатъ довольно ясными указаніями на то, что ядро, появляющееся въ стадіи фиг. 13 есть мужескій пронуклеусъ. По *Гертвигу*, у лягушекъ внутри мужескаго пронуклеуса лежитъ пузырекъ или вакуола, которая есть остатокъ головки сѣмяннаго тѣла. Присутствіе такого „Spermakern“, какъ называетъ его *Гертвигъ*, могло бы служить лучшимъ доказательствомъ того что это ядро, есть мужескій пронуклеусъ, и наоборотъ отсутствіе—опро-

верженіемъ этого мнѣнія, если бы „Spermakern“ Гертвига находился во всѣхъ мужескихъ пронуклеусахъ. Большинство наблюдателей не находило его и склоняется по этому къ мнѣнію, что головка сперматозоида не сохраняется, какъ это принимаетъ *Гертвигъ*, а растворяется въ протоплазмѣ яйца. У стерлядей, въ описываемой стадіи, я не могъ найти внутри пронуклеуса ничего, чтобы могло подать мысль о сохраненіи головки сперматозоида. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, на нѣкоторыхъ препаратахъ (фиг. 15 А и 16 А) внутри одного изъ ядеръ было замѣтно блестящее тѣло, которое можетъ быть и составляетъ остатокъ головки сперматозоида; случайное появленіе этого тѣла указываетъ на то, что присутствіе его не есть необходимое условіе существованія мужскаго пронуклеуса.

Зачатокъ, въ которомъ лежитъ описанное сейчасъ ядро представляетъ очень мало измѣненій сравнительно съ предыдущей стадіею развитія. Онъ состоитъ изъ мелкозернистой массы, въ которой островками разсѣяно прозрачное вещество, похожее на вещество зародышеваго пузырька. Эти островки (фиг. 13 Lc) подходятъ къ самому пронуклеусу и не представляютъ въ этой стадіи никакихъ особыхъ измѣненій. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 14 и 14 А) количество островковъ, группирующихся возлѣ мужскаго пронуклеуса, увеличивается и, что еще важнѣе, одинъ изъ этихъ островковъ, лежащій какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ впослѣдствіе является женскій пронуклеусъ, нѣсколько измѣняется. Онъ имѣетъ довольно правильныя очертанія, а именно представляетъ форму удлиненнаго овала, расширяющагося нѣсколько по направленію къ мужскому пронуклеусу. Пигментная полоска, которая прерывалась въ прошедшей стадіи развитія у верхняго края мужескаго пронуклеуса, расширяется теперь въ сторону и начинаетъ покрывать расширенную часть

упомянутаго островка. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 15 и 15 А), на томъ же самомъ мѣстѣ гдѣ находился описанный островокъ, находится ядро совершенно похожее по своему строенію на мужскій пронуклеусъ (фиг. 12 и 15 А, Pnf). Пигментная полоска, подходя къ обоимъ ядрамъ, прежнему и появившемуся въ описываемой стадіи, окружаетъ переднія края ихъ и въ видѣ черточки отходитъ въ стороны. Промежутокъ между ядрами занятъ мелкозернистымъ веществомъ зачатка и пигментными зернышками. Строеніе обоихъ ядеръ совершенно тоже какъ и прежняго мужскаго пронуклеуса; оба ядра состоятъ изъ мелкозернистой массы. Наблюдая различныя препараты изъ этой стадіи развитія, можно замѣтить, что промежутокъ между обоими ядрами мѣняется; на нѣкоторыхъ препаратахъ онъ является въ видѣ весьма узкаго мыса, состоящаго изъ вещества зачатка. Очевидно что оба ядра приближаются другъ къ другу.

Въ слѣдующей стадіи (фиг. 16 и 16 А) вмѣсто двухъ описанныхъ ядеръ, является уже одно. На удачныхъ поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться въ томъ, что это ядро произошло отъ сліянія двухъ прежнихъ пронуклеусовъ. Оно представляетъ слѣды этого сліянія въ томъ, что въ средней своей части оно перетянуто и имѣетъ вслѣдствіе этого форму 8. Въ одной половинѣ его можно также иногда найти упомянутое уже блестящее тѣльце.

Два первые ядра, равно какъ и ядро происшедшее черезъ сліяніе ихъ, лежатъ не на продольной оси яйца, но нѣсколько уклоняются отъ послѣдней (фиг. 17). Послѣ сліянія мужескаго и женскаго пронуклеусовъ, когда исчезаетъ даже выемка обозначающая границу ихъ, новое ядро под-

вигается въ срединѣ зачатка и ложится на продольной оси яйца (фиг. 18). Эта перемѣна положенія происходитъ вѣроятно отъ сокращенія зачатка. Новое ядро, происшедшее черезъ сліяніе двухъ прежнихъ есть *первое сегментаціонное ядро*; оно дѣлится при сегментаціи желтка и потомки его переходятъ въ ядра эмбріональныхъ клѣтокъ, а слѣдовательно и клѣтокъ взрослаго организма.

Дѣленіе желтка становится въ первый разъ замѣтнымъ черезъ два часа послѣ оплодотворенія яйца. Благодаря сильной пигментаціи краевъ первой бороздки можно простымъ глазомъ различать два первыя сегментные шара, которые появляются на верхнемъ полюсѣ яйца.

Изъ изслѣдованій Ковалевскаго, Овсянникова и Вагнера (loc. cit стр. 172) стало извѣстнымъ, что яйцо стерлядей проходитъ полную сегментацію. Эти ученые говорятъ: „Сегментація (стерлядей) полная, такая же какъ у миногъ и батрахій. Сначала все яйцо дѣлится меридіональною бороздкою на двѣ части; вторая бородка перекрещиваетъ первую. На томъ полюсѣ, гдѣ началось первое дѣленіе, образуется экваторіальная бороздка, которая дѣлитъ желтокъ на новые сегменты“.

Этотъ, описанный моими предшественниками, порядокъ сегментаціи, подтверждается моими изслѣдованіями въ томъ только отношеніи, что у стерлядей яйцо дѣлится вполнѣ и, такъ какъ верхняя часть яйца (зачатокъ) дробится гораздо скорѣе чѣмъ нижняя (крупнозернистый желтокъ), то сегментаціи стерлядей очень напоминаютъ сегментацію амфибій и миногъ. Слѣдя однако за первыми стадіями сегментаціи стерляжьяго яйца, можно убѣдиться, что этотъ процессъ представляетъ много интересныхъ и важныхъ въ морфологическомъ отношеній особенностей, сравнительно съ сегментаціей названныхъ животныхъ. Въ концѣ главы я поста-

раюсь сдѣлать оцѣнку этихъ первыхъ стадій сегментаціи стерляжьяго яйца, а теперь перехожу къ ихъ описанію.

Первая бороздка, какъ сказано выше, появляется на верхнемъ полюсѣ яйца; она не распространяется однако тотчасъ же на нижнюю поверхность яйца, какъ утверждаютъ Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ, но доходитъ только до границы зачатка. Прежде чѣмъ она перейдетъ на нижнюю часть яйца на зачаткѣ образуются еще новыя бороздки. *Первыя стадіи сегментаціи стерляжьяго яйца заключаются въ раздѣленіи зачатка.* На спиртовыхъ препаратахъ можно очень легко въ этомъ убѣдится, такъ какъ зачатокъ яицъ, пролежавшихъ нѣкоторое время въ спирту, очень легко отдѣляется иголочками отъ нижней части яйца (крупнозернистаго желтка). Первая бороздка (фиг. 19 Fr) проходитъ какъ разъ черезъ самый центръ зачатка и именно черезъ описанное выше воронкообразное углубленіе, образующееся во время оплодотворенія. Въ этомъ можно убѣдиться уже при наружномъ осмотрѣ зачатка на основаніи распредѣленія пигмента и на основаніи формы самой борозды. Бороздка, дѣлящая зачатокъ на двѣ части, расширена посрединѣ и именно въ той части поверхности зачатка, гдѣ мы встрѣтили, во время оплодотворенія яйца, воронкообразное углубленіе. Края этого послѣдняго были сильно пигментированы; тоже самое мы видимъ теперь и на краяхъ бороздки. Такъ какъ пигментная полоска, появляющаяся во время оплодотворенія яйца, послѣ образованія перваго сегментаціоннаго ядра ложится какъ разъ по продольной оси яйца, то вслѣдствіе прохожденія первой бороздки черезъ центръ зачатка, мы можемъ a priori ожидать, что бороздка пройдетъ какъ разъ черезъ пигментную полоску. Въ этомъ можно легко убѣдиться на разрѣзахъ зачатка.

Поперечные разрѣзы черезъ зачатокъ (фиг. 20) въ этой стадіи развитія представляютъ весьма поучительный объектъ, такъ какъ на нихъ можно видѣть не только направленіе и величину бороздки, но также и дѣленіе перваго сегментаціоннаго ядра и образованіе ядеръ первыхъ двухъ сегментныхъ клѣтокъ. На поверхности зачатка находится пигментный слой, который сравнительно съ предыдущей стадіей развитія нѣсколько тоньше, хотя въ центрѣ (срединѣ) зачатка также какъ и прежде вдается внутрь въ видѣ пигментной полосы. Эта полоса лежитъ какъ разъ подъ верхнимъ полюсомъ яйца и прорѣзывается довольно тонкой щелеобразной бороздой, края которой ограничены пигментнымъ слоемъ. Глубина до которой доходитъ бороздка внутри зачатка не значительна; зачатокъ прорѣзывается бороздкой только до половины своей толщины. Какъ разъ подъ нижнимъ концомъ борозды лежитъ первое сегментаціонное ядро, форма котораго ясно указываетъ на начинающійся процессъ его дѣленія; оно удлиняется и лежитъ обѣими своими половинами въ обѣихъ отдѣляющихся сегментныхъ клѣткахъ. Средняя часть ядра, лежащая подъ бороздой, утолщена; боковыя части принимаютъ булавовидную форму, оканчиваются въ обѣихъ сегментныхъ клѣткахъ утолщеніями. Это состояніе сегментаціоннаго ядра у стерлядей весьма похоже на описаныя *Гетте* и *О. Гертвигомъ* стадіи дѣленія перваго ядра у лягушекъ. Каждая удлиненная боковая часть ядра съ расширеніемъ превращается въ ядро соотвѣтственной сегментной клѣтки.

Познакомившись съ явленіями оплодотворенія и первыми стадіями дѣленія яйца стерлядей, переходимъ теперь къ сравненію описанныхъ явленій съ извѣстными уже относительно другихъ животныхъ аналогичными фактами. Я указалъ уже выше на сущность добытыхъ въ послѣднее время

различными учеными результатовъ относительно процесса оплодотворенія. Изъ всѣхъ животныхъ, изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи, наибольшую цѣну для сравненія съ стерлядями имѣютъ батрахіи, не только потому что стерляди стоятъ къ нимъ ближе, чѣмъ къ какимъ либо другимъ изъ изслѣдованныхъ относительно оплодотворенія животныхъ, но и потому что явленія, сопровождающія процессъ оплодотворенія стерляжьяго яйца, чрезвычайно похожи на тѣже явленія у батрахій. Поэтому при сравненіи описанныхъ мною фактовъ мы будемъ имѣть главнымъ образомъ результаты, добытые на яйцахъ батрахій. Относительно послѣднихъ существуютъ прекрасныя изслѣдованія *Бамбека* (¹) и *О. Гертвига* (²), къ которымъ мы и обратимся.

Въ 1870 году *Бамбекъ* публиковалъ свои изслѣдованія надъ первыми процессами развитія аксолотля, въ которыхъ онъ, въ формѣ весьма вѣроятнаго предположенія, высказалъ мысль, что, извѣстныя уже изъ наблюденій прежнихъ эмбріологовъ, такъ назыв. „желточныя ямки“ (Les trous vitellins) появляющіяся на поверхности яйца батрахій, происходятъ вслѣдствіе проникновенія сперматозоидовъ внутрь яйца. Въ другой, болѣе поздней работѣ, которая появилась уже послѣ изслѣдованій *Ауэрбаха*, *Бючли*, *Штрассбургера* и проч., *Бамбекъ* описалъ подобныя же ямки у другихъ батрахій и изслѣдовалъ это явленіе подробнѣе. На основаніи новыхъ своихъ изслѣдованій, Бамбекъ утверждаетъ, что первое сегментаціонное ядро проникаетъ отъ периферіи яйца и что образованіе его обусловливается проникновеніемъ спер-

(¹) Bulletin de l'Acad. Royale des sciences etc. de Belgique T. XXX 1870 и XLI 1876.

(²) Morphologisches Jahrbuch Bb III H. I.

матозоида, который входитъ черезъ желточную ямку и оставляетъ въ яйцѣ слѣдъ своего движенія въ видѣ пигментной полоски. Этотъ, добытый *Бамбекомъ*, результатъ значительно отличается отъ того, къ которому пришелъ *О. Гертвигъ*, и главный пунктъ различія заключается въ томъ, что по Бамбеку первое сегментаціонное ядро образуется изъ одного только ядра, тогда какъ по Гертвигу оно происходитъ вслѣдствіе сліянія двухъ ядеръ.

Изъ изслѣдованій *О. Гертвига* слѣдуетъ, что во время оплодотворенія одинъ изъ сперматозоидовъ внѣдряется на темномъ полѣ яйца внутрь желтка и служитъ источникомъ образованія ядра. Головка сперматозоида увеличивается въ объемѣ и превращается въ ядро, которое *Гертвигъ* называетъ „сѣмяннымъ ядромъ" и вокругъ котораго скопляется блѣдная мелкозернистая протоплазма. Впослѣдствіи сѣмянное ядро увеличивается на столько, что занимаетъ все пространство, занятое прежде скопленіемъ блѣдной протоплазмы. Послѣ оплодотворенія и образованія сѣмяннаго ядра, неподалеку отъ послѣдняго появляется другое ядро, которое *Гертвигъ* назвалъ „яйцевымъ ядромъ" (Eikern). Способъ образованія послѣдняго остался *Гертвигу* неизвѣстнымъ. Сѣмянное ядро копулируетъ затѣмъ съ яйцевымъ и результатомъ этой копуляціи является образованіе перваго сегментаціоннаго ядра.

Описанный мною процессъ образованія сегментаціоннаго ядра у стерляди находитъ свое объясненіе въ изслѣдованіяхъ Гертвига надъ батрахіями, также точно какъ эти послѣднія могутъ получить свое объясненіе въ такихъ наблюденіяхъ, которыя сдѣланы надъ болѣе удобными яйцами (напр. надъ яйцами эхинодермовъ). Ни у батрахій, ни у стерлядей, весь процессъ оплодотворенія не можетъ быть наблюдаемъ съ

такою полнотою, какъ у эхинодермовъ, гдѣ яйца на столько малы и прозрачны, что позволяютъ прослѣдить цѣлый рядъ процессовъ шагъ за шагомъ. Результаты моихъ изслѣдованій надъ стерлядями показываютъ, что у этихъ рыбъ образованіе перваго сегментаціоннаго ядра идетъ въ общихъ чертахъ такимъ же образомъ, какъ у амфибій по О. Гертвигу. Первый признакъ оплодотворенія у тѣхъ и у другихъ выражается въ образованіи пигментной полоски, которая идетъ отъ периферіи яйца и проникаетъ внутрь желтка; на концѣ этой полоски находятся два ядра. Эти ядра копулируютъ и даютъ начало первому сегментаціонному ядру. Одновременно съ образованіемъ пигментной полоски, или вѣроятно даже раньше, на поверхности яйца амфибій и стерлядей образуется прозрачный слой, который у стерлядей служитъ вѣроятно для задерживанія тѣхъ сѣмянныхъ тѣлъ, которыя не участвуютъ въ оплодотвореніи. Относительно этихъ основныхъ явленій процессы образованія перваго ядра у батрахій чрезвычайно сходны съ тѣмъ, что описано мною выше у стерлядей. Между моими наблюденіями и наблюденіями *Гертвига* существуетъ, однако, разница относительно строенія обоихъ ядеръ. По *Гертвигу*, сѣмянное ядро, какъ и яйцевое представляютъ вакуолы, при чемъ первое происходитъ черезъ измѣненіе головки сперматозоида. Вокругъ сѣмяннаго ядра, по *Гертвигу*, образуется блѣдная оболочка изъ протоплазмы. У стерлядей, какъ мужеское, такъ и женское ядро представляютъ комки мелкозернистой массы, не имѣющіе оболочки и похожіе на протоплазмическій ободокъ (Protoplasmahof), описанный Гертвигомъ вокругъ сѣмяннаго ядра. По О. Гертвигу сѣмянное тѣло или головка его непосредственно переходитъ въ ядро; согласно же тому, что мы видѣли у стерлядей, головка растворяется и вызываетъ образованіе сѣмяннаго ядра. Мои наблюденія относительно строенія ядра со-

[illegible] Asterias [illegible] se dessiner [illegible] petite tache [illegible] capillaires. [illegible] est [illegible] creusé [illegible] est

[illegible] Zeichnung [illegible] Auflage [illegible]

[illegible] Annales des sc. physiques [illegible]

объясняютъ намъ всѣ случаи, гдѣ мужескій пронуклеусъ состоитъ изъ комка мелкозернистаго вещества, лишеннаго оболочки.

Такое именно строеніе представляютъ пронуклеи стерляди, изъ которыхъ образуется первое сегментаціонное ядро. Я не имѣлъ къ сожалѣнію случая наблюдать образованіе мужскаго пронуклеуса въ самый моментъ его появленія, но, судя по присутствію пигментной полоски и по совершенной тождественности первыхъ стадій развитія стерляжьяго яйца съ развитіемъ яйца амфибій, едвали можно сомнѣваться что образованіе мужскаго пронуклеуса происходитъ на периферіи яйца и обусловливается проникновеніемъ сѣмяннаго тѣла внутрь яйца. Мужескій пронуклеусъ представляетъ комокъ блѣдной мелкозернистой массы, заключающій внутри иногда тѣло, которое, можетъ быть, представляетъ остатокъ головки сперматозоида. Присутствіе такого тѣла, даже въ томъ случаѣ, если оно есть остатокъ головки сперматозоида, никоимъ образомъ однако не можетъ служить доказательствомъ въ пользу того мнѣнія, что головка сперматозоида дѣйствительно сохраняется въ яйцѣ и превращается въ мужскій пронуклеусъ. Во первыхъ такія блестящія тѣльца въ мужескомъ пронусклеусѣ являются далеко не всегда, и появленіе ихъ можетъ быть объяснено тѣмъ, что головка сперматозоида не всегда растворяется въ массѣ желтка одинаково скоро. Во вторыхъ, большинство новѣйшихъ наблюдателей, за исключеніемъ *Гертвига*, принимаютъ, что сперматозоидъ растворяется въ массѣ желтка и это раствореніе доказано непосредственными наблюденіями *Фоля* надъ яйцами Asterias. Наконецъ, блестящее тѣльце въ пронуклеусѣ попадалось мнѣ въ позднихъ стадіяхъ образованія сегментаціоннаго ядра, а въ раннихъ я его не наблюдалъ никогда.

Если бы присутствіе его было постоянно и еслибы это тѣльце представляло нормальный остатокъ головки спрматозоида, то его скорѣе можно было бы наблюдать въ раннихъ стадіяхъ развитія, чѣмъ въ позднихъ. Всѣ эти соображенія заставляютъ меня придти къ заключенію, что головка сперматозоида у стерлядей растворяется въ желткѣ яйца совершенно такъ, какъ она растворяется у морскихъ звѣздъ и ежей, и что мужескій пронуклеусъ происходитъ па мѣстѣ растворенія сперматозоида также, какъ это вѣроятно происходитъ и у другихъ животныхъ.

Относительно образованія женскаго пронуклеуса мнѣнія различныхъ наблюдателей болѣе или менѣе расходятся. *Гертвигъ* полагаетъ ([1]), что женскій пронуклеусъ образуется изъ пятнышка Вагнера (nucleolus), которое выходитъ изъ яйца еще до исчезанія зародышеваго пузырька (Toxopneustis lividus). При изслѣдованіи образованія женскаго пронуклеуса у лягушекъ, онъ не могъ найти однако связи между женскимъ пронуклеусомъ и пятнышкомъ Вагнера. *Фоль* ([3]) наблюдалъ у Asterias раствореніе зародышеваго пятнышка въ массѣ желтка, а слѣдовательно и образованіе женскаго пронуклеуса у Asterias должно быть другое чѣмъ у Toxopneustis по *Гертвигу*. По Фолю, женскій пронуклеусъ Asterias происходитъ изъ части зародышеваго пузырька, которая остается послѣ образованія полярныхъ клѣтокъ. Этотъ остатокъ зародышеваго пузырька движется отъ

([1]) *O. Hertwig* Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc des thierisch. Eies (Morph. Jahrbuch Bd. I).

([2]) Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc. Morph. Jahrbuch Bd. II.

([3]) *Fol* Sur le commencement de l'Henogenie etc стр. 10.

периферіи яйца къ центру и на пути сливается съ свѣтлыми пятнами, подобными ему самому (Фоль, loc. cit стр. 14). Фоль ничего не говоритъ о природѣ этихъ послѣднихъ пятенъ, но, судя по предыдущимъ измѣненіямъ въ яйцѣ, можно съ достовѣрностью предположить, что эти пятна суть части зародышеваго пузырька, расплывшагося въ массѣ желтка. Способъ образованія женскаго пронуклеуса у стерляди можетъ служить подтвержденіемъ мнѣнія Фоля относительно образованія этого тѣла из остатковъ зародышеваго пузырька. Выше уже мною было показано, что зародышевыя пятнышки стерляжьяго яйца, еще далеко до созрѣванія яйца, распадаются на отдѣльныя шарики и исчезаютъ Далѣе я указалъ на то, что отложенное, но неоплодотворенное яйцо теряетъ зародышевый пузырекъ, а на мѣстѣ его появляются въ массѣ зачатка множество островковъ, состоящихъ изъ вещества похожаго на вещество зародышеваго пузырька. На основаніи этого сходства, я пришелъ къ тому убѣжденію, что 1) измѣненія зародышеваго пузырька у стерлядей аналогичны съ измѣненіями его у морскихъ звѣздъ и ежей (по Фолю) и 2) что зародышевый пузырекъ у стерлядей не исчезаетъ, а только распадается на множество отдѣльныхъ островковъ. Образованіе женскаго пронуклеуса изъ этихъ островковъ видно изъ фиг. 13 и 14. Изъ описанія и указанныхъ сейчасъ рисунковъ видно, что женскій пронуклеусъ образуется только изъ незначительнаго количества расплывшейся массы зародышеваго пузырька; остающееся за образованіемъ этого тѣла, вещество въ слѣдующихъ стадіяхъ мало по малу исчезаетъ, вѣроятно всасывается, послѣ чего и зачатокъ представляетъ вновь однородную мелкозернистую массу.

Переходимъ къ слѣдующимъ стадіямъ сегментаціи. Сегментація стерляжьяго яйца идетъ обыкновенно довольно скоро,

но, какъ и вообще всѣ процессы развитія, находится въ большой зависимости отъ внѣшнихъ условій, напр. отъ температуры, которая оказываетъ наибольшее вліяніе на ея продолжительность. При нормальныхъ условіяхъ яйцо оканчиваетъ сегментацію уже къ концу перваго дня.

Мы оставили яйцо въ той стадіи, когда зачатокъ раздѣляется бороздою на двѣ части. Черезъ незначительный промежутокъ времени (около $^1/_2$ часа), на зачаткѣ можно замѣтить уже новую борозду, которая однимъ концомъ упирается въ прежнюю, другимъ въ край зачатка (фиг. 21); этою бороздою зачатокъ дѣлится на три части. Одновременно съ появленіемъ новой борозды, старая нѣсколько удлиняется и переходитъ за границу зачатка на крупнозернистый желтокъ. Въ слѣдующій стадіи развитія зачатокъ дѣлится новою бороздою, появляющеюся какъ разъ противъ описанной въ предыдущей стадіи, на четыре части (фиг. 22), а въ стадіи изображенной на фиг. 23 эти четыре сегмента имѣютъ уже каждый по бороздкѣ, которая дѣлитъ каждаго изъ нихъ на двѣ части. Эти бороздки лежатъ неправильно; три изъ нихъ упираются въ углы прежнихъ четырехъ сегментовъ, четвертая же (фиг. 23 VII и VIII) идетъ почти параллельно старой бороздкѣ, отдѣляющей прежніе сегменты I отъ IV. Эта-то бороздка представляетъ уклоненіе отъ нормальнаго хода, такъ какъ въ первыхъ стадіяхъ сегментаціи всѣ бороздки,— которыя въ это время имѣютъ всегда меридіональное направленіе,—начинаются обыкновенно изъ вершинъ сегментовъ, находящихся въ центрѣ зачатка.

Послѣ того какъ зачатокъ раздѣлился на четыре сегмента, дѣленіе продолжается и на заднюю часть яйца. Мы видѣли, что первая бороздка еще раньше (въ стадіи раздѣленія на три части) растетъ на нижнюю часть яйца. Въ

слѣдующей стадіи она доходитъ до нижняго полюса и раздѣляетъ нижнюю половину яйца на двѣ части, имѣющія форму полушарій. Въ такомъ состояніи нижняя часть яйца остается довольно долго. Такъ, при раздѣленіи зачатка на восемь частей (фиг. 24), нижняя часть яйца по прежнему состоитъ изъ двухъ сегментовъ.

Всѣ разсмотрѣнныя до сихъ поръ стадіи сегментаціи рѣзко отличаются отъ послѣдующихъ двумя весьма важными признаками, а именно во 1-хъ тѣмъ, что дѣленіе совершается исключительно меридіональными бороздками; поперечныя бороздки появляются въ первый разъ послѣ раздѣленія яйца на восемь сегментовъ; во 2-хъ тѣмъ что бороздки, отдѣляющія сегменты очень неглубоки, вслѣдствіе чего только верхняя часть зачатка пробораздывается ими, въ нижней же части всѣ сегменты сливаются въ одну общую массу. Эта послѣдняя особенность первыхъ стадій сегментаціи, какъ увидимъ дальше, имѣетъ весьма важное значеніе, такъ какъ она представляетъ довольно существенный отличительный признакъ сегментаціи стерлядей отъ сегментаціи амфибій и круглоротыхъ рыбъ,—формъ, которыя сходны съ стерлядями относительно общаго характера сегментаціи.

Когда верхняя часть яйца (зачатокъ) раздѣляется на десять частей, на ней появляются поперечныя бороздки. (фиг. 25). Онѣ помѣщаются въ центральной части зачатка и, въ описываемой стадіи развитія, отдѣляютъ въ ней два сегмента. Фиг. 28 представляетъ продольный разрѣзъ зачатка приблизительно изъ этой стадіи развитія. Изслѣдованіе такихъ продольныхъ разрѣзовъ особенно важно потому, что на нихъ можно изучить форму и характеръ ядеръ первыхъ сегментныхъ клѣтокъ, а также и отношеніе сегментовъ къ нижней части зачатка. Разрѣзъ прошелъ черезъ средніе сегменты

(II, III), отдѣленные другъ отъ друга упомянутыми поперечными бороздками, которыя, какъ видно изъ прилагаемаго рисунка, углубляются только до средины толщины зачатка и не обусловливаютъ полнаго отдѣленія сегментовъ отъ зачатка. Всѣ сегменты связаны другъ съ другомъ нижнею часть зачатка, такъ что въ общемъ картина поперечнаго разрѣза имѣетъ весьма много сходнаго съ такъ наз. почкованіемъ клѣтокъ. Всѣ бороздки, какъ это видно па разрѣзѣ, проходятъ въ вертикальномъ направленіи, параллельно продольной оси яйца. Въ этомъ и состоитъ причина того, что сегменты, отдѣляемые этими бороздками, не отдѣляются другъ отъ друга вполнѣ, но остаются связанными другъ съ другомъ нераздѣленною частью желтка. Полное отдѣленіе сегментовъ происходитъ только тогда, когда появляются наружныя и внутреннія горизонтальныя бороздки.

Указанная сейчасъ особенность сегментаціи стерлядей свойственна не однимъ только этимъ рыбамъ. Въ этомъ отношеніи многіе другіе порядки рыбъ представляютъ совершенно аналогичныя явленія. У костистыхъ и у поперечноротыхъ рыбъ первыя стадіи сегментаціи, по характеру бороздокъ, весьма похожи на соотвѣтственныя стадіи сегментаціи стерляжьяго яйца. По изслѣдованіямъ *Гиса* (1) бороздки, раздѣляющія зачатокъ костистыхъ рыбъ проникаютъ только до средины толщины зачатка; вслѣдствіе этого всѣ сегменты зачатка соединены другъ съ другомъ въ нижней части и сегментирующійся зачатокъ имѣетъ видъ совершенно похожій на описанный рѣзрѣзъ стерляжьяго яйца (фиг. 28). У поперечноротыхъ рыбъ мы встрѣчаемъ тоже самое отношеніе сегментовъ зачатка къ нижней части его. *Бальфоръ*, которому

---

(1) Zeitschr. für Anatomie und Entwick. Bd I стр. 6 и политипажъ фиг. 1.

принадлежитъ самое обстоятельное изслѣдованіе сегментаціи поперечноротыхъ рыбъ, даетъ въ своей прекрасной монографіи „о развитіи эласмобранхій“ рисунокъ (¹), который также весьма похожъ на нарисованный на фиг. 28 продольный разрѣзъ яйца стерляди. Онъ замѣчаетъ при этомъ совершенно справедливо: „The furrows which are visible on the surface merely form a pattern, but do not isolate a series of distinct segments“ (loc. cit. стр 390). Совершенно согласно съ *Бальфоромъ* описываетъ сегментацію и *А. Шульцъ* (²). Онъ говоритъ, что первая борозда поперечноротыхъ рыбъ проникаетъ только до средины толщины зачатка.

Разсмотрѣнный нами продольный разрѣзъ яйца стерляди (фиг. 28) такъ счастливо прошелъ черезъ зачатокъ, что во всѣхъ почти сегментахъ можно наблюдать ядра, что бываетъ при изслѣдованіи этихъ стадій развитія далеко не всегда. Въ среднихъ сегментахъ находится по одному овальному ядру, въ одномъ изъ крайнихъ—находится ядро въ состояніи дѣленія; дѣленіе ядра въ сегментныхъ клѣткахъ, какъ увидимъ дальше, всегда предшествуетъ дѣленію самыхъ клѣтокъ. Дѣлящееся ядро состоитъ изъ двухъ треугольныхъ половинъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга пережимомъ; въ этотъ пережимъ внѣдряется, какъ это видно на рисункѣ, пигментная полоска. На другомъ разрѣзѣ того же самаго яйца, который непосредственно слѣдуетъ за описаннымъ, эта же самая пигментная полоска проходитъ поперекъ всего сегмента и отдѣляетъ сегментъ отъ лежащей подъ нимъ массы зачатка. Такъ какъ эта пигментная полоска есть поперечный разрѣзъ горизонтальной бороздки, начинающей уже образоваться для

(¹) *Balfour* On the development of Elasmobranch. Fisches. Journ. of Anatomy and Physiology Vol. X, part II Vol. XV Eig 6.

(²) Arch. fur microscop. Anatomie Bd. 13 стр. 467.

отдѣленія сегмента, то изъ разсмотрѣнія обоихъ разрѣзовъ можно заключить, что отдѣленіе сегментовъ оканчивается послѣ того какъ ядро раздѣлится на двѣ части, такъ какъ въ описываемой стадіи развитія перешеекъ, отдѣляющій сегменты съ боковъ, доходитъ уже почти до дѣлящагося ядра.

Ядра сегментныхъ шаровъ въ описываемую стадію развитія не имѣютъ оболочекъ и представляютъ комки мелкозернистой массы, совершенно похожія по структурѣ на первое сегментаціонное ядро. Также какъ и послѣднее, они не имѣютъ ядрышекъ внутри. Это послѣднее обстоятельство весьма важно потому, что, начиная съ слѣдующей стадіи развитія, въ ядрахъ сегментныхъ шаровъ постоянно можно найти ядрышки. Я обратилъ особенное вниманіе на изслѣдованіе ядра сегментныхъ клѣтокъ въ описываемую и въ предыдущія стадіи развитія съ цѣлью рѣшенія вопроса: состоитъ ли образованіе ядрышекъ въ какой либо связи съ образованіемъ перваго сегментаціоннаго ядра, или оно есть продуктъ дальнѣйшаго дифференцированія ядра сегментныхъ шаровъ? Такъ какъ я никогда не находилъ ядрышекъ въ ядрахъ *первичныхъ* сегментныхъ шаровъ, то я и пришелъ къ заключенію что ядрышки образуются вслѣдствіе измѣненія ядеръ въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія.

Послѣ того какъ зачатокъ раздѣлится на 8 сегментовъ, дѣленіе нижней части яйца идетъ гораздо скорѣе, чѣмъ прежде. Меридіональныя борозды идутъ съ верхней части на нижнюю и дѣлятъ послѣднюю сперва на 6, потомъ на 7, 8 и т. д. частей, форма которыхъ похожа на форму кусковъ апельсина. Въ то время, когда въ верхней части яйца можно насчитать до 12 сегментовъ, нижняя часть его состоитъ изъ шести сегментовъ. На фиг. 27 нарисована стадія развитія, въ которой можно насчитать 14 сегментовъ въ верхней половинѣ и 7 въ нижней. Борозды, отдѣляющія

нижніе сегменты, составляютъ продолженіе верхнихъ бороздокъ, а разница въ количествѣ верхнихъ и нижнихъ сегментовъ зависитъ оттого, что не всѣ еще бороздки съ верхней части яйца перешли на нижнюю. Всѣ окончательно развитыя бороздки сходятся въ центрѣ нижней части яйца.

Я остановился нѣсколько долѣе на обозрѣніи первыхъ стадій сеегментаціи, такъ какъ болѣе подробное изслѣдованіе ихъ выясняетъ характеръ сегментаціи. Описаніе наружныхъ измѣненій яйца въ слѣдующія стадіи развитія не представляетъ уже такого интереса; поэтому я укажу только на существенныя черты дальнѣйшихъ стадій сегментаціи. Послѣ того какъ на зачаткѣ появляются горизонтальныя борозды, дробленіе этой части яйца идетъ какъ въ меридіональномъ, такъ и въ экваторіальномъ направленіи. Вслѣдствіе этого, зачатокъ скоро является раздѣленнымъ на множество четырехгранныхъ сегментовъ, изъ которыхъ центральные гораздо меньше периферическихъ. Здѣсь слѣдуетъ также замѣтить, что центральныя клѣтки зачатка болѣе пигментированы, чѣмъ периферическія. Верхній полюсъ яйца во время сегментаціи совершенно черный, периферическія же клѣтки зачатка свѣтлосѣроватаго цвѣта, свѣтлѣе чѣмъ нижняя часть яйца. На границѣ между зачатковыми сегментными шарами и нижней половиною яйца находится обыкновенно свѣтлая кольцеобразная полоса. Въ нижней части яйца дѣленіе еще долго совершается исключительно однѣми меридіональными бороздками, и только тогда, когда верхняя часть яйца состоитъ изъ маленькихъ, едва видимыхъ невооруженнымъ глазомъ шариковъ, начинаютъ на нижней части появляться экваторіальныя борозды. Образованіе экваторіальныхъ бороздокъ происходитъ здѣсь въ обратномъ порядкѣ сравнительно съ верхнею частью яйца. Первыя бороздки появляются не на верхушкѣ нижней части, а на границѣ ея съ верхнею. Такъ

[illegible]

[illegible]

[illegible]

ціонной полости, какъ описываютъ мои предшественники, становится невѣроятнымъ. Такъ какъ сегментаціонная полость появляется между верхними сегментами яйца и нижнею частью зачатка, то она можетъ образоваться только тогда, когда верхніе сегменты будутъ отдѣлены снизу. Это происходитъ однако только тогда, когда образуются внутреннія горизонтальныя бороздки, которыя отдѣляютъ верхнія сегменты снизу. Мы видѣли, что въ то время, когда зачатокъ раздѣляется на 12 частей, отдѣленіе сегментовъ его снизу только что начинается, слѣдовательно сегментаціонная полость не можетъ появиться ранѣе этой стадіи развитія.

Фиг. 30 представляетъ продольный разрѣзъ сегментирующагося яйца въ то время, когда въ немъ появляется сегментаціонная полость. Эта полость лежитъ въ верхней части яйца, въ самомъ зачаткѣ. Сверху она прикрыта сегментными клѣтками зачатка; дно сегментаціонной полости составляетъ нижняя, еще не совсѣмъ просегментировавшаяся часть зачатка, которая такъ тѣсно соединена съ сегментами нижней части яйца, что легко можетъ быть принята съ перваго разу за часть ихъ. При болѣе подробномъ изслѣдованіи можно замѣтить существенную разницу между дномъ сегментаціонной полости и нижними сегментами яйца. Дно состоитъ изъ мелкозернистой протоплазмы, совершенно подобной протоплазмѣ верхнихъ сегментныхъ шаровъ и зачатка; нижніе же сегменты состоятъ изъ крупнозернистаго желтка. Между обѣими этими частями можно, даже при слабомъ увеличеніи, замѣтить довольно рѣзкую границу, которая въ видѣ свѣтлой линіи раздѣляетъ зачатокъ отъ нижней части яйца. Верхнія сегментныя клѣтки, составляющія крышку сегментаціонной полости, многогранной формы, всѣ

почти одинаковой величины и на поверхности болѣе или менѣе пигментированы. Нижняя часть зачатка, образующая дно сегментаціонной полости, вдается внутрь послѣдней въ видѣ нѣсколькихъ бугровъ различной формы и величины. Внутри нѣкоторыхъ изъ этихъ возвышеній можно найти крупнозернистую желточную массу нижней части яйца, которая вдается внутрь возвышенія и, раздѣляя его на двѣ пластинки, придаетъ ему видъ складки. Другіе бугры зачатка, составляющаго дно сегментаціонной полости, отдѣляются отъ нижнихъ сегментовъ яйца прямою горизонтальною линіею. Наблюдая цѣлый рядъ продольныхъ разрѣзовъ яйца изъ описываемой стадіи развитія, можно убѣдиться, что упомянутые бугры на днѣ сегментаціонной полости суть сегментные шары, которые отдѣляются внутри яйца, но не состоятъ, какъ слѣдовало бы полагать, изъ одной только массы зачатка, но изъ зачатка и крупнозернистаго желтка. Въ этомъ отношеніи они отличаются отъ прочихъ сегментовъ какъ верхней, такъ и нижней части яйца, которые состоятъ изъ одного какого нибудь вещества: или изъ мелкозернистой массы зачатка, или изъ крупнозернистой массы нижней части яйца. На нѣкоторыхъ поперечныхъ разрѣзахъ можно наблюдать различныя стадіи отдѣленія этихъ внутреннихъ сегментныхъ клѣтокъ. На фиг. 30 A представлены двѣ клѣтки изъ дна сегментаціонной полости, на которыхъ довольно хорошо можно прослѣдить процессъ отдѣленія отъ сегментовъ, такъ какъ обѣ находятся на различныхъ стадіяхъ отдѣленія. Одна изъ такихъ клѣтокъ (лѣвая) отдѣлена отъ сосѣднихъ клѣтокъ только вертикальными бороздками; поэтому она и остается въ соединеніи съ крупнозернистою нижнею частью яйца. Правая клѣтка совершенно отдѣлилась отъ окружающихъ ее сегментныхъ клѣтокъ. Снизу она отдѣляется также отъ крупнозернистаго желтка горизонталь-

ною бороздкою и представляетъ четырехгранную клѣтку, состоящую изъ двоякаго рода веществъ. Верхняя часть ея состоитъ изъ мелкозернистаго вещества зачатка, нижняя изъ крупнозернистаго желтка. Посрединѣ клѣтки можно замѣтить границу между обоими веществами, которая является въ видѣ дугообразной линіи, состоящей изъ размѣльченныхъ желточныхъ зернышекъ. Приоутствіе крупнозернистаго желтка въ описанныхъ клѣткахъ, превращающихся впослѣдствіи въ клѣтки верхняго зародышеваго листа, весьма важно, такъ какъ оно объясняетъ намъ нахожденіе этихъ элементовъ желтка въ такихъ сегментныхъ шарахъ, которые происходятъ главнымъ образомъ изъ мелкозернистаго вещества зачатка.

Ядра сегментныхъ клѣтокъ, которыя мы уже разсмотрѣли въ предыдущей стадіи, представляютъ теперь весьма важныя измѣненія, требующія болѣе подробнаго разсмотрѣнія. При описаніи предыдущей стадіи сегментаціи было указано на то, что ядра сегментныхъ клѣтокъ въ этой стадіи состоятъ только изъ мелкозернистаго вещества и неимѣютъ ни ядрышка, ни оболочки, въ чемъ они сходны съ первымъ сегментаціоннымъ ядромъ. Въ описываемой нынѣ стадіи развитія (фиг. 30, 30 A и 30 B) внутри такихъ ядеръ появляются образованія, которыя, на основаніи многихъ данныхъ, должны быть разсматриваемы какъ ядрышки. Онѣ имѣютъ различную форму; въ рѣдкихъ только случаяхъ овальны, большею же частью имѣютъ нѣсколько шарообразныхъ отростковъ, которые придаютъ имъ розеткообразную форму. Къ сожалѣнію, я имѣлъ случай наблюдать эти ядрышки только на спиртовыхъ препаратахъ и поэтому не могу ничего сказать относительно причины измѣнчивости ихъ формы; очень можетъ быть, что она заключается въ движеніи ядрышка, которое въ послѣднее время часто было наблюдаемо

на ядрышкахъ различныхъ животныхъ клѣтокъ. Вещество, изъ котораго состоятъ ядрышки, похоже на вещество ядра съ тѣмъ только различіемъ, что въ ядрышкѣ находится обыкновенно нѣсколько вакуолъ, [illegible] мелкозернистую [illegible]

[illegible]

яицъ, стоятъ къ стерлядямъ ближе, чѣмъ какія либо другія животныя.

Хотя процессъ образованія перваго сегментаціоннаго ядра и сегментація яйца амфибій изслѣдованы сравнительно весьма подробно, но образованіе ядрышекъ внутри ядеръ все таки остается едва только затронутымъ, а описаніе перваго сегментаціоннаго ядра не у всѣхъ наблюдателей согласнымъ. О. *Гертвигъ*, которому мы обязаны самымъ подробнымъ изслѣдованіемъ перваго сегментаціоннаго ядра, довелъ свои изслѣдованія только до раздѣленія яйца на двѣ части, а слѣдовательно онъ не прослѣдилъ отношенія перваго сегментаціоннаго ядра къ ядрамъ слѣдующихъ сегментныхъ клѣтокъ. По Гертвигу, какъ мужескій и женскій пронуклеусъ, такъ и сегментаціонное ядро, представляютъ пузырьки, въ которыхъ можно различить болѣе плотный корковый свой и жидкое содержимое (1). Эти пузырьки лежатъ въ мелкозернистой массѣ протоплазмы, отличающейся по своему строенію отъ остальнаго желтка и окруженной пигментомъ. Сравнивая рисунки О. Гертвига съ моими рисунками (фиг. 13, 14, 15 и 16 А) видно, что то, что О. Гертвигъ у лягушекъ называетъ „свѣтлымъ пятномъ“ состоящимъ изъ протоплазмы, я называю у стерлядей ядромъ или пронуклеусомъ. Также точно *Бамбекъ* (2) считаетъ это же бѣлое пятно за ядро. *Гётте* (3) описываетъ первое ядро („Lebenskeim“) какъ образованіе, лишенное оболочки. Разница въ названіяхъ въ этомъ случаѣ происходитъ оттого, что О. *Гертвигъ* принимаетъ, что самое тѣло сперматозоида превращается въ пу-

(1) *O. Hertwig* Beiträge zur Kenntnis etc, Morph. Jahrbuch т. III стр. 47 и 48.

(2) *Bambeke* Recherches sur l'embr. des Batraciens въ Bull. de l'Acad. Royale de Belgique 1876.

(3) *Götte* Entwickelungsgesch. der Unke. стр. 55.

зырьковидное сѣмянное ядро, другіе же наблюдатели этого тѣла не наблюдали. Я также не видѣлъ этого тѣла у стерлядей, напротивъ могъ прослѣдить довольно подробно превращеніе лишеннаго оболочки ядра, соотвѣтствующаго „свѣтлому пятну“ *Гертвига*, въ ядра сегментныхъ клѣтокъ. По *Гетте*, первое сегментаціонное ядро, которое онъ называетъ „Lebenskeim“, представляетъ круглое, сплющенное сверху, очень нѣжное и прозрачное вещество приблизительно 30 Мт. и въ діаметрѣ. „Lebenskeim“ дѣлится и вызываетъ своимъ дѣленіемъ дѣленіе желтка. „Послѣ втораго дѣленія желтка, въ однородномъ веществѣ „Lebenskeim“ становится замѣтнымъ, при сильномъ увеличеніи, различное число круглыхъ, свѣтлыхъ тѣлецъ (¹)“. Эти тѣльца *Гётте* называетъ зачатками ядеръ „Kernkeime“ и полагаетъ, что они переходятъ въ слѣдующихъ стадіяхъ сегментаціи въ ядра сегментныхъ клѣтокъ. По *Гертвигу*, послѣ раздѣленія желтка на двѣ части, ядра, заключающіяся въ обѣихъ частяхъ, имѣютъ строеніе похожее на „Kernkeime“ *Гетте*; они происходятъ слѣдовательно, по *Гертвигу*, изъ перваго сегментаціоннаго ядра, по *Гетте* вслѣдствіи дифференцированія его „Lebenskeim“.

Изъ сравненія всѣхъ изложенныхъ здѣсь результатовъ наблюденій надъ яйцами амфибій съ описанными мною фактами относительно образованія ядеръ у стерляди, выходитъ, что по сущности этотъ процессъ у стерлядей и амфибій весьма сходенъ, если мы будемъ руководствоваться наблюденіями *Гётте*. Первое сегментаціонное ядро и тамъ и здѣсь является въ видѣ прозрачной, нѣжной массы; затѣмъ въ этой массѣ появляются тѣльца, которыя *Гетте* считаетъ за „Kernkeime“, а я принимаю за ядрышки. Разница во взгля-

(¹) Götte loc. cit стр. 61.

дѣ на эти тѣла основывается на томъ, что у амфибій, по *Гётте*, эти тѣльца мало по малу вытѣсняютъ вещество „Lebenskeim", въ которомъ они образуются, и превращаются въ ядро *Гетте*, у стерлядей же потомки сегментаціоннаго ядра, соотвѣтствующіе потомкамъ „Lebenskeim", сохраняютъ прежнія отношенія къ ядрышкамъ, которыя также не разрастаются. Это отношеніе между ядрами и ядрышками у стерлядей видно при изслѣдованіи слѣдующихъ стадій сегментаціи, къ которымъ мы теперь и переходимъ.

На фиг. 31 представленъ продольный разрѣзъ яйца, въ то время когда оно состоитъ въ верхней своей части изъ множества мелкихъ, невооруженнымъ глазомъ почти невидимыхъ, круглыхъ клѣтокъ, а въ нижней части содержитъ еще сравнительно большія сегментныя клѣтки. Верхняя часть занимаетъ почти треть яйца и отличается отъ нижней болѣе свѣтлымъ цвѣтомъ, который зависитъ отъ меньшаго количества пигмента. Между обѣими частями располагается поясъ, состоящій изъ сегментныхъ клѣтокъ, представляющихъ среднюю величину между верхними и нижними сегментами; этѣ клѣтки произошли очевидно черезъ дѣленіе клѣтокъ описаннаго въ предыдущей стадіи, промежуточнаго пояса.

Верхняя и нижняя части яицъ весьма рѣзко отличаются другъ отъ друга, какъ на цѣльномъ яйцѣ, такъ и на разрѣзахъ. Наиболѣе рѣзко выступаетъ граница между ними на препаратахъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ; это происходитъ вслѣдствіе того, что клѣтки верхней части яйца весьма сильно окрашиваются въ лиловый цвѣтъ, тогда какъ нижнія клѣтки остаются совершенно неокрашенными. Клѣтки верхней части образуютъ сводъ и стѣнки сегментаціонной полости; дно этой полости состоитъ изъ крупнозернистыхъ нижнихъ клѣтокъ. Распредѣленіе клѣтокъ вер-

[illegible]

[illegible]

[illegible]

прозрачной массѣ протоплазмы. Количество этихъ зернышекъ мѣняется въ различныхъ клѣткахъ; въ большинствѣ случаевъ вся протоплазма переполнена ими, такъ что только край ея выдается въ видѣ гіалиноваго слоя. Въ нѣкоторыхъ случаяхъ этотъ краевой гіалиновый слой выходитъ надъ поверхностью клѣтки въ видѣ бугорковъ, которые похожи на лопастные отростки амебъ. Къ сожалѣнію, я наблюдалъ эти отростки только на спиртовыхъ препаратахъ; судя по ихъ формѣ, надо полагать, что они представляютъ псевдоподіи, и что клѣтки совершаютъ амебообразныя движенія. Эти лопастные отростки не надо смѣшивать съ другими отростками, также отходящими отъ периферическаго слоя протоплазмы, но служащими для соединенія клѣтокъ между собою (фиг. 31 С.). Такіе отростки являются въ различномъ количествѣ и отличаются отъ вышеупомянутыхъ тѣмъ, что имѣютъ нитевидную форму и всегда находятся въ соединеніи съ соотвѣтствующими отростками сосѣднихъ клѣтокъ. Число ихъ на одной клѣткѣ мѣняется отъ 2 до 4.

Желточныя и пигментныя зернышки, помѣщающіяся въ клѣткѣ, образуются еще въ предыдущей стадіи развитія. Пигментныя зернышки занимаютъ въ описываемой стадіи средину клѣтки и являются въ видѣ мельчайшихъ шариковъ. Желточные зернышки отличаются отъ окружающей ихъ массы протоплазмы болѣе сильною преломляемостью лучей свѣта и являются въ видѣ многогранныхъ мелкихъ зернышекъ, въ которыхъ весьма легко узнать обломки желточныхъ зернышекъ, встрѣчающихся въ цѣльномъ видѣ въ крупнозернистыхъ нижнихъ сегментахъ. Появленіе этихъ зернышекъ въ клѣткахъ верхней части и исчезаніе ихъ въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія указываетъ на то, что онѣ главнымъ образомъ служатъ питатель-

нымъ матеріаломъ при развитіи зародыша. Что касается вопроса о происхожденіи желточныхъ зернышекъ въ верхнихъ сегментныхъ клѣткахъ, то онъ отчасти рѣшается описанными уже выше явленіями сегментаціи. Въ предыдущей стадіи сегментаціи мы видѣли, что во время образованія сегментаціонной полости, сегменты, лежащіе на днѣ этой полости, состоятъ частью изъ крупнозернистаго, частью изъ мелкозернистаго желтка. Въ слѣдующей стадіи, которую мы теперь изслѣдуемъ, дно сегментаціонной полости занято крупнозернистымъ желткомъ. Такое измѣненіе дна сегментаціонной полости можетъ быть объяснено только перемѣщеніемъ сегментныхъ шаровъ, происходящимъ въ промежутокъ времени между обѣими упомянутыми стадіями. При дальнѣйшемъ дѣленіи, сегменты дна отодвигаются вѣроятно отъ центра къ краямъ свода и, скопляясь тамъ, обусловливаютъ утолщеніе краевъ свода, составляющее впослѣдствіе такъ наз. краевой валикъ. Такъ какъ каждый изъ этихъ сегментовъ содержитъ кромѣ мелкозернистаго, еще и крупнозернистый желтокъ т. е. желточныя зерна, то понятно, что и въ дальнѣйшихъ поколѣніяхъ сегментовъ будутъ также заключаться желточныя зерна. Такой способъ проникновенія желточныхъ зернышекъ внутрь верхнихъ сегм[illegible] не есть единственный, которымъ можетъ быть объяснено присутствіе въ нихъ этихъ зеренъ. Выше было уже сказано, что между [illegible] и крупнозернистымъ желткомъ [illegible] слой желтка, заключающій въ себѣ [illegible] желточныя зерна. [illegible] [illegible] [illegible] соста- [illegible] желтку [illegible] [illegible] [illegible] [illegible]

шіе изъ этой части будутъ также содержать желточные зерна.

Внутри мелкозернистыхъ клѣтокъ находятся ядра, которыя, благодаря способности окрашиваться гематоксилинамъ, очень ясны на окрашенныхъ поперечныхъ разрѣзахъ. На неокрашенныхъ препаратахъ онѣ могутъ быть также замѣтны, если не закрываются пигментными зернышками. Ядра имѣютъ овальную форму, не имѣютъ стѣнокъ и представляютъ комки ядернаго вещества; внутри ядеръ располагаются ядрышки, которыя на окрашенныхъ препаратахъ являются въ формѣ маленькихъ зернистыхъ тѣлецъ. (фиг. 31 С, Knk). Присутствіе ядрышекъ весьма характерно для мелкозернистыхъ клѣтокъ, такъ какъ въ крупнозернистыхъ, не смотря на всѣ старанія, я ихъ найти не могъ. Что касается до строенія ядрышекъ, то они состоятъ изъ множества мелкихъ зернышекъ заключенныхъ въ одной общей массѣ, которая по окраскѣ весьма мало разнится отъ ядернаго вещества. Присутствіе ядрышка становится яснымъ вслѣдствіе того, что зернышки составляющія его расположены въ извѣстной формѣ и очерчиваютъ такимъ образомъ его границы. Структура ядрышка легче всего можетъ быть наблюдаема на дѣлящихся ядрахъ. Дѣленію ядра всегда предшествуетъ дѣленіе ядрышка. Ядрышко удлиняется, принимаетъ цилиндрическую или бисквитообразную форму и мало по малу раздѣляется пережимомъ на двѣ части. (фиг. 31 В Knk). Незначительная величина ядрышекъ что недопускаетъ изслѣдованія строенія ихъ во время процесса дѣленія съ такою подробностью, которая была бы желательна. За дѣленіемъ ядрышка слѣдуетъ дѣленіе ядра, которое на одной изъ нарисованныхъ на фиг. 31 В клѣтокъ уже начинаетъ дѣлиться на двѣ части.

Крупнозернистые сегментные шары нижней части яйца отличаются отъ только что описанныхъ богатымъ содержаніемъ желточныхъ шариковъ и строеніемъ ядеръ, которыя появляются однако въ нихъ только во время послѣднихъ стадій сегментаціи. Очень можетъ быть, что онѣ существуютъ и раньше, но, по причинѣ большой величины клѣтки сравнительно съ ядромъ, теряются на разрѣзахъ. Протоплазма крупнозернистыхъ шаровъ совершенно одинакова съ протоплазмою мелкозернистыхъ, но у первыхъ она такъ переполнена желточными зернами, что можетъ быть различаема только на тѣхъ мѣстахъ, гдѣ зеренъ меньше, или гдѣ онѣ раздроблены. Что касается ядра, то оно лежитъ въ срединѣ сегментнаго шара (фиг. 31 А) и состоитъ только изъ однороднаго ядернаго вещества, хорошо окрашивающагося гематоксилиномъ. Сегментная клѣтка, нарисованная на фиг. 31 А, имѣетъ два ядра, происшедшія конечно черезъ дѣленіе одного первоначальнаго ядра. Дѣленіе это происходитъ вслѣдствіе образованія пережима по срединѣ ядра, на что указываютъ заостренные концы обоихъ ядеръ.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 33), разсмотрѣніемъ которой мы закончимъ эту главу, мы встрѣчаемъ продолженіе того, что описано было въ предыдущей. Верхняя свѣтлая часть яйца все болѣе и болѣе растетъ къ низу, и сегментаціонная полость, заключенная въ ней, расширяется. Форма верхней части нѣсколько ассиметрична, и эта ассиметрія выражена больше, чѣмъ въ предыдущей стадіи. На одной сторонѣ яйца, зачатокъ краеваго валика (утолщенный край верхней части яйца) болѣе утолщенъ чѣмъ на другой. Въ слѣдующихъ стадіяхъ, какъ увидимъ дальше, эта ассиметрія еще усиливается. Гистологическое строеніе и расположеніе сегментаціонныхъ шаровъ въ этой стадіи представляетъ такъ мало разницы сравнительно съ предыдущею,

что мы можемъ органичиться этими немногими замѣчаніями и перейти къ обсужденію изложенныхъ въ этой главѣ фактовъ.

Главные результаты моихъ изслѣдованій относительно сегментаціи стерляжьяго яйца могутъ быть выражены въ слѣдующихъ положеніяхъ:

1) Въ зрѣломъ яйцѣ находится зародышевый пузырекъ, который еще до оплодотворенія яйца расплывается въ массѣ зачатка и распадается на множество островковъ.

2) До оплодотворенія, или вѣроятнѣе, во время оплодотворенія ([1]), на поверхности зачатка образуется слой прозрачнаго вещества, соотвѣтствущій воалеобразному тѣлу амфибій (Гертвигъ). Одновременно съ этимъ слоемъ скопляется пигментъ на поверхности яйца въ видѣ пигментнаго слоя, который углубляется внутрь въ видѣ пигментной полоски.

3) На концѣ пигментной полоски образуется свѣтлое ядро, которое, судя по аналогіи съ другими животными, составляетъ мужескій пронуклеусъ. Женскій пронуклеусъ образуется изъ части зародышеваго пузырька, расплывшагося въ видѣ островковъ.

4) Первое сегментаціонное ядро происходитъ черезъ копуляцію двухъ ядеръ: мужескаго и женскаго пронуклеусовъ. Оно, какъ и послѣдніе, не имѣетъ стѣнокъ и является въ видѣ скопленія ядернаго вещества.

5) Сегментація начинается въ области зачатка и только послѣ раздѣленія послѣдняго на четыре части, нижняя часть

([1]) Хотя я самъ не наблюдалъ проникновенія сѣмянныхъ тѣлъ, но судя по многимъ фактамъ, извѣстнымъ въ настоящее время относительно другихъ животныхъ, весьма вѣроятно, что и у стерлядей сѣмянныя тѣла (т. е. головки ихъ) проникаютъ черезъ микропиле внутрь зачатка

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

сегментаціи и ставятъ ее въ довольно изолированное положеніе. Одною изъ важныхъ особенностей сегментаціи стерлядей служитъ то, что она начинается на зачаткѣ и что первыя бороздки прорѣзываютъ только зачатокъ. Ни въ одномъ изъ яицъ съ полной сегментаціей мы не встрѣчаемъ подобнаго явленія. Между различными формами полной сегментаціи встрѣчаются такія, въ которыхъ одна часть яйца дѣлится раньше, чѣмъ другая, но сегментація стерлядей не можетъ быть подведена подъ эту категорію, такъ какъ въ подобныхъ случаяхъ всегда все яйцо раздѣляется на двѣ, хотя часто и неравныя, половины. У стерлядей этого не бываетъ. У нихъ дѣленіе происходитъ сначала при помощи короткихъ, прорѣзывающихъ только верхнюю часть яйца *меридіональныхъ* бороздокъ, совершенно подобныхъ бороздкамъ яйца костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ. Другая важная особенность сегментаціи стерлядей заключается въ самомъ характерѣ бороздокъ. Въ первыхъ стадіяхъ сегментаціи бороздки на столько неглубоки, что онѣ не отдѣляютъ сегментовъ другъ отъ друга, а только прорѣзываютъ поверхность желтка. У всѣхъ яицъ съ полной сегментаціей бороздки внѣдряются внутрь желтка и если не отдѣляютъ сегментовъ вполнѣ, то оставляютъ между ними только тонкія полоски желтка, связывающія ихъ вмѣстѣ. Напротивъ, при неполной сегментаціи яицъ, напр. у костистыхъ рыбъ и плагіостомъ, встрѣчается такое же точно поверхностное положеніе бороздокъ, какъ у стерлядей. Относительно плагіостомъ выше было уже приведено описаніе Бальфора, которое вполнѣ согласно съ первоначальными явленіями сегментаціи стерлядей; относительно костистыхъ рыбъ я могу сослаться на приведеныя выше наблюденія *Гиса* ([1]). Такимъ образомъ первыя стадіи сегментаціи

([1]) Zeitschr. fur Anatomie u. Entwick. Bd. I стр. 6 и 7.

стерляжьихъ яицъ представляютъ большое сходство съ сегментаціей меробластическихъ яицъ костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ.

Если мы обратимся за тѣмъ къ болѣе позднимъ стадіямъ сегментаціи, то встрѣтимся съ явленіями совершенно отличными отъ сегментаціи упомянутыхъ порядковъ рыбъ. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ происходитъ дѣленіе крупнозернистаго желтка, который у костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ не дробится. Эти стадіи сегментаціи представляютъ аналогію съ сегментаціею круглоротыхъ рыбъ и амфибій. Здѣсь, какъ и тамъ, яйцо дѣлится вполнѣ и отношеніе сегментныхъ шаровъ къ образованію зародышевыхъ листовъ, какъ увидимъ, остается въ обоихъ случаяхъ одинаково.

И такъ, дѣленіе зачатка стерляжьихъ яицъ (первыя стадіи сегментаціи) представляетъ явленіе сходное съ сегментаціей костистыхъ рыбъ; полное дробленіе стерляжьяго яйца — аналогично съ дробленіемъ яицъ круглоротыхъ рыбъ и амфибій. Отсюда слѣдуетъ, что *сегментація стерлядей представляетъ среднюю форму между сегментаціею костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ съ одной стороны и круглоротыхъ рыбъ и амфибій съ другой.*

Этотъ выводъ имѣетъ значеніе съ филогенетической точки зрѣнія, такъ какъ онъ оправдываетъ вполнѣ мѣсто ганоидъ между круглоротыми и костистыми рыбами, мѣсто, которое до сихъ поръ основывается главнымъ образомъ только на изученіи одного строенія ганоидъ. Мы возвратимся еще въ слѣдующей главѣ къ сравненію между ганоидами и циклостомами, такъ какъ образованіе первичной пищеварительной полости у этихъ двухъ порядковъ рыбъ представляетъ еще болѣе интересныя указанія на ихъ взаимную связь. Здѣсь я хочу только сказать,

что, если на круглоротыхъ, ганоидныхъ и костистыхъ рыбъ можно смотрѣть какъ на одну филогенетическую вѣтвь,—что вполнѣ оправдывается какъ анатомическими, такъ и нѣкоторыми эмбріологическими фактами,—то сегментація ихъ можетъ служить подтвержденіемъ вѣрности этого взгляда. У круглоротыхъ рыбъ и стерлядей существуетъ полная сегментація, но насколько извѣстно, въ яйцѣ круглоротыхъ нѣтъ той части, которая соотвѣтствуетъ зачатку стерлядей и костистыхъ рыбъ. У круглоротыхъ дейтолейцита и протолейцита распредѣлены въ яйцѣ довольно равномѣрно. Если мы предположимъ, что въ яйцѣ круглоротыхъ произойдетъ объособленіе протолейцита отъ дейтолейцита на перефиріи и одномъ полюсѣ яйца, мы получимъ яйцо, которое будетъ приближаться по своему строенію къ яйцу ганоидъ; а если характеръ сегментаціи зависитъ именно отъ распредѣленія протолейцита и дептолейцита въ яйцѣ, то мы получимъ сегментацію, уклоняющуюся отъ правильной сегментаціи круглоротыхъ и уклоняющуюся именно въ томъ направленіи, которое мы замѣчаемъ у ганоидъ. Сегментація начнется съ части изобилующей протолейцитомъ, такъ какъ наиболѣе дѣятельная часть яйца при сегментаціи и при развитіи есть протолейцитъ. Если мы далѣе представимъ, что отдѣленіе протолейцита на верхнемъ полюсѣ яйца еще болѣе увеличивается и что въ нижней части яйца остается незначительная доля его, пропитанная питательнымъ матеріаломъ, мы получимъ яйцо, въ которомъ будетъ сегментироваться только верхняя часть, въ нижней же сегментація выражена будетъ менѣе ясно. Такую именно форму яйца и соотвѣтственную этой формѣ сегментацію мы встрѣчаемъ у костистыхъ рыбъ, у которыхъ дѣлится только зачатокъ, а сегментація въ нижней части яйца выражена не ясно.

Обыкновенно принимаютъ, что у костистыхъ рыбъ сегментируется только зачатокъ; желтокъ же, Nebendotter His'а, играетъ роль питательнаго матеріала. Что касается желтка костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ, то на основаніи всѣхъ почти новѣйшихъ изслѣдованій исключительное значеніе его, какъ питательнаго матеріала, становится все болѣе и болѣе сомнительнымъ. Въ желткѣ упомянутыхъ рыбъ во время сегментаціи яйца, почти всѣми новѣйшими наблюдателями были найдены клѣтки, значеніе которыхъ толкуется различно. *Эллахеръ*[1] и *А. Шульцъ*[2], принимаютъ ихъ за сегментныя клѣтки зачатка, выселившіяся въ периферическую часть желтка. *Бальфуръ*[3], *Овсянниковъ*[4], *Гисъ*[5], *Бамбеке*[6] и *Клейнъ*[7] считаютъ ихъ напротивъ образовавшимися внутри самаго желтка и придаютъ имъ образовательное значеніе при развитіи зародыша. Это послѣднее мнѣніе кажется гораздо болѣе вѣроятнымъ, чѣмъ первое, такъ какъ оно имѣетъ много доказательствъ въ свою пользу, тогда какъ первое не имѣетъ за себя ни фактическихъ, ни теоретическихъ данныхъ. Я не буду останавливаться на судьбѣ упомянутыхъ клѣтокъ. Для насъ важенъ теперь фактъ, что внутри желтка костистыхъ рыбъ образуются клѣтки. Если это справедливо, то прежнее мнѣніе относительно исключительно питательнаго значенія желтка само собою рушится, а вмѣстѣ съ тѣмъ

---

1 Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XXIII.
2 Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XI.
3 Quarterly Journ. 1874 и Journ. of Anat. and Physiol. T. X.
4 Mélanges biologiques 1874.
5 Zeitschr. für Anat. u. Entw. Bd. I стр. 47.
6 Mém. cour. et Mém. des sav. étrang. de Bruxelles 1875.
7 Quart. Journ. Apr. 1876.

рушится и понятіе о частичной сегментаціи, какъ о дробленіи только одной образовательной части яйца. Такъ какъ желтокъ въ состояніи образовать клѣтки, то образованіе этихъ клѣтокъ, принимающихъ такое же участіе въ образованіи зародыша, какъ и клѣтки зачатка, не можетъ быть иначе разсматриваемо какъ продолженіе сегментаціи. Что при этомъ самъ желтокъ не дробится, это не можетъ служить противорѣчіемъ понятію о сегментаціи, такъ какъ между различными формами сегментаціи извѣстныя такія, въ которыхъ дробленіе состоитъ исключительно въ появленіи протоплазматическихъ клѣтокъ внутри нераздробленной крупнозернистой массы желтка, напр. сегментація суставчатоногихъ. Образованіе клѣтокъ въ массѣ питательнаго желтка сводится именно къ тому типу сегментаціи, какой извѣстенъ у суставчатоногихъ.

Въ то время, гогда эта глава уже была окончена и готова къ печати, я получилъ статью *Кальберла* объ оплодотвореніи яйца Petromyzon Planeri [1]. Такъ какъ миноги представляютъ наиболѣе интересныхъ рыбъ для сравненія съ ганоидами, потому что они стоятъ ближе прочихъ рыбъ къ ганоидамъ и притомъ, какъ увидимъ дальше, представляютъ много явленій указывающихъ на генетическую ихъ связь съ ганоидами, то я считаю необходимымъ сказать нѣсколько словъ о работѣ *Кальберла*.

Главные результаты наблюденій *Кальберла* состоятъ въ слѣдующемъ. Оплодотвореніе начинается тѣмъ, что черезъ микропиле, находящееся на яйцевой оболочкѣ (наружное микропиле Кальберла), проникаетъ въ желтокъ одинъ сперма-

[1] Zeitschr für wiss. Zoologie Bd XXX Heft 3.

тозоидъ. Раздраженіе, которое производитъ сперматозоидъ на желтокъ, вызываетъ сокращеніе желтка, а вслѣдствіе этого сокращенія периферическая часть желтка отстаетъ отъ яйцевой оболочки. *Кальберла* принимаетъ, что до оплодотворенія периферическая часть желтка, прилегая плотно къ яйцевой оболочкѣ, закупориваетъ поровые каналы послѣдней. Когда поверхность желтка отстаетъ отъ яйцевой оболочки, то поры открываются и въ нихъ устремляется вода, которая растягиваетъ оболочку и занимаетъ пространство между желткомъ и послѣдней. Периферическая часть желтка въ нѣкоторыхъ мѣстахъ (между порами яйцевой оболочки) остается еще въ соединеніи съ яйцевой оболочкой и является въ формѣ нитей идущихъ отъ яйцевой оболочки къ желтку. Въ томъ мѣстѣ гдѣ лежитъ микропиле, изъ этой же периферической части желтка (не имѣющей желточныхъ зернышекъ) образуется болѣе толстая нить, которая связываетъ наружное микропиле съ внутреннимъ (подъ именемъ внутренняго микропиле Кальберла разумѣетъ внѣшній конецъ особаго стволика, состоящаго изъ мелкозернистаго желтка и ведущаго отъ переферіи желтка къ яйцевому ядру. Этотъ стволикъ, расширенный на своемъ внутреннемъ концѣ *Кальберла* называетъ сѣмяннымъ ходомъ. Образованіемъ описанной соединительной нити между обоими микропиле устанавливается непрерывный ходъ отъ отверстія наружнаго микропиле къ яйцевому ядру. По этому ходу, состоящему изъ мелкозернистаго желтка, движется головка сперматозоида, который не прикасается и не входитъ внутрь яйца. Онъ запираетъ отверстіе микропиле и, по мнѣнію *Кальберла*, препятствуетъ входу другихъ сперматозоидовъ внутрь яйца. Послѣ того, какъ сперматозоидъ проникаетъ въ массу желтка, соединительная нить между обоими микропиле разрывается; одна часть ея меньшая остается прилипшею къ яйцевой

оболочкѣ, другая остается на поверхности желтка. Послѣдняя всасывается впослѣдствіе въ желтокъ.

Сравнивая процессъ оплодотворенія и измѣненія, которыя вызываются въ яйцѣ этимъ процесомъ у стерлядей и у миногъ, не трудно найти значительную степень аналогіи между обоими этими порядками рыбъ. Однимъ изъ важныхъ отличій миногъ отъ стерлядей служитъ существованіе у нихъ такъ назыв. сѣмяннаго хода до оплодотворенія яйца и образованіе яйцеваго ядра (женскій пронуклеусъ) также до оплодотворенія. Что касается до сѣмяннаго хода миногъ, то какъ аналогичное образованіе ему можно у стерлядей и амфибій разсматривать пигментную полоску. У стерлядей эта пигментная полоска оканчивается на периферіи яйца воронкообразнымъ углубленіемъ, которое сотвѣтствуетъ внутреннему микропиле яйца миногъ. На нѣкоторыхъ препаратахъ въ срединѣ пигментной полоски мнѣ удавалось замѣчать тонкую нить прозрачнаго мелкозернистаго вещества, проходящую вдоль всей полоски. Очень можетъ быть, что она и составляетъ ту часть полоски, по которой двигается сѣмянное тѣло. У миногъ во время оплодотворенія выдѣляется мелкозернистое вещество желтка, которое составляетъ въ области микропиле соединительную вѣтвь между обоими микропиле. У стерлядей и амфибій этой соединительной нити соотвѣтствуетъ слой прозрачной (у первыхъ) или мелкозернистой массы (у вторыхъ), который я назвалъ прозрачнымъ слоемъ (у стерлядей), *Гертвигъ* воалеобразнымъ тѣломъ (у амфибій). У стерлядей можетъ быть доказана непосредственная связь между этимъ слоемъ и желткомъ (зачаткомъ), такъ какъ у нихъ этотъ слой непосредственно переходитъ въ зачатокъ.

[illegible] [illegible] [illegible] быть [illegible] [illegible] разсмотрѣно [illegible] пріемами, [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible]

[illegible] тѣму на- [illegible] имѣть [illegible] [illegible] и въ этомъ [illegible] [illegible] [illegible] наблюде- [illegible] [illegible] [illegible] превра- [illegible] [illegible] щель и затѣмъ [illegible] [illegible] бороздъ. *Кольбергъ* [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] бороздкой и [illegible] [illegible] [illegible] представляетъ мѣсто [illegible] [illegible] [illegible]. [illegible] это свой- ство его [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] именно че- резъ него. У [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] аналогич- [illegible] явленія. [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] выше, про- [illegible] у [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] и именно черезъ [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] какъ я сказалъ, [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] первое [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] въ [illegible] нибудь [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] быть что [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] заключается въ [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] внутрен- [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] для обра- [illegible] [illegible] Наши [illegible] [illegible] свой- [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] очень [illegible] и [illegible] [illegible] [illegible] основаній [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] или другаго

эмбріологическаго явленія. Какова бы въ данномъ случаѣ ни была физическая причина связи между микропиле и первою бороздкою, я вполнѣ согласенъ съ *Кальберла*, что соотношеніе между внутренимъ микропиле т. е. тѣмъ мѣстомъ яйца, черезъ которое входитъ дѣятельная часть сперматозоида, и первою бороздкою, представляетъ очень важное эмбріологическое явленіе.

ГЛАВА IV.

ОБРАЗОВАНІЕ ЗАРОДЫШЕВЫХЪ ЛИСТОВЪ И ПЕРВИЧНОЙ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ ПОЛОСТИ.

Вопросъ объ образованіи зародышевыхъ листовъ у позвоночныхъ животныхъ принадлежитъ къ числу самыхъ трудныхъ вопросовъ эмбріологіи, что ясно уже изъ многочисленныхъ мнѣній, высказанныхъ для его рѣшенія различными эмбріологами. Вѣрное и обстоятельное изслѣдованіе образованія зародышевыхъ листовъ чрезвычайно важно, такъ какъ исторія развитія этихъ первыхъ зачатковъ органовъ зародыша не только выясняетъ намъ значеніе различныхъ клѣтокъ просегментировавшагося яйца, но и даетъ прочную точку опоры для общихъ морфологическихъ выводовъ. Во многихъ случаяхъ одна и та же часть просегментировавшагося яйца толкуется различными наблюдателями различно, и отъ этого различія зависитъ не только толкованіе самаго значенія сегментныхъ шаровъ, но и общій взглядъ на основную зародышевую форму. Примѣромъ этому могутъ служитъ въ эмбріологіи взгляды на образованіе зародышевыхъ листовъ у циклостомъ, амфибій и стерлядей. Всѣ эти животныя сходны другъ съ другомъ по крайней мѣрѣ относительно существен-

ныхъ явленій процесса образованія зародышевыхъ листовъ. У рыбъ въ извѣстный періодъ развитія подъ краемъ верхней части просегментировавшагося яйца образуется пищеварительная полость, стѣнки которой образуютъ энтодермъ, тогда какъ поверхностные слои клѣтокъ яйца превращаются въ экзодермъ. Не смотря на это сходство, мнѣнія о происхожденіи зародышевыхъ листовъ у этихъ животныхъ на столько разнятся другъ отъ друга, что можно почти безъ преувеличенія сказать, что каждый наблюдатель имѣетъ на этотъ счетъ свой особенный взглядъ. Такъ какъ у стерлядей зародышевые листы образуются по тому же типу какъ у многихъ и амфибій, то предварительный краткій обзоръ мнѣній относительно образованія зародышевыхъ листовъ у этихъ послѣднихъ будетъ не лишнимъ.

Извѣстно, что яйцо амфибій послѣ сегментаціи состоитъ изъ двоякаго рода элементовъ: изъ пигментированныхъ малыхъ клѣтокъ, занимающихъ верхнюю часть яйца и изъ бѣлыхъ большихъ, занимающихъ среднюю и нижнюю его части. Пигментированная верхняя часть яйца растетъ внизъ и мало по малу покрываетъ собою нижнюю часть; когда она доходитъ примѣрно до задней трети яйца, на краю ея становится замѣтнымъ полулунное углубленіе, открытое Рускони и названное въ честь его Русконіевымъ отверстіемъ. Моментъ образованія Русконіева отверстія считается обыкновенно началомъ образованія зародышевыхъ листовъ и первичной пищеварительной полости. Относительно способа образованія зародышевыхъ листовъ мнѣнія различныхъ наблюдателей раздѣляются на два лагеря, и, какъ это справедливо замѣчаетъ Гетте ([1]), каждый

[1] [illegible] стр. 133.

изъ этихъ лагерей представляетъ послѣдователей взглядовъ, высказанныхъ Бэромъ и Рускони. Различіе въ взглядахъ этихъ двухъ знаменитыхъ эмбріологовъ заключается въ томъ, что Бэръ считалъ бѣлыя большія клѣтки за питательный желтокъ и отрицалъ его образовательное значеніе въ развитіи зародыша, Рускони же полагалъ, что изъ этой части просегментировавшаго яйца образуются стѣнки пищеварительнаго канала. Хотя Рускони въ сущности не принималъ зародышевыхъ листовъ у лягушки, но такъ какъ онъ разсматривалъ бѣлыя клѣтки яйца какъ образовательные элементы, то въ этомъ отношеніи взглядъ его вполнѣ согласенъ съ взглядомъ тѣхъ позднѣйшихъ эмбріологовъ, которые разсматриваютъ эти клѣтки какъ нижній зародышевый листъ, дающій начало эпителію пищеварительнаго канала. *Ремакъ*, *Штриккеръ* и отчасти *Бамбекъ* могутъ служить представителями этого взгляда, такъ какъ они принимаютъ, что энтодермъ образуется изъ бѣлыхъ сегментныхъ шаровъ. *Ремакъ*, какъ извѣстно, называетъ эту часть яйца кишечно-желѣзистымъ зачаткомъ (Darmdrüsenkeim) и принимаетъ, что Русконіево отверстіе образуется вслѣдствіе углубленія именно этой части яйца. При образованіи Русконіева отверстія одинъ слой клѣтокъ ложится подъ эмбріональною частью яйца (будущею спинною частью зародыша) и образуетъ спинную часть эпителія кишки, остающаяся же часть кишечно-желѣзистаго зачатка лежитъ въ брюшной части зародыша и частью потребляется какъ питательный матеріалъ, частью же служитъ для образованія брюшной стороны эпителія кишки. Пищеварительная полость, которая образуется черезъ разрастаніе первичнаго углубленія (Русконіева отверстія) разсматривается *Ремакомъ* не какъ постоянная, а какъ временная; онъ называетъ ее „первичной“ и утверждаетъ, что впослѣдствіе

она замѣняется постоянной пищеварительной полостью. Для насъ взглядъ *Гемака* имѣетъ особенно важное значеніе, такъ какъ онъ вполнѣ согласуется съ тѣмъ, что можно наблюдать у стерлядей относительно происхожденія энтодерма и образованія пищеварительной полости, которая здѣсь также играетъ роль „первичной“ полости.

Представителемъ Бэровскаго взгляда можно считать *Гетте* (¹), который согласенъ съ Бэромъ относительно значенія бѣлыхъ сегментныхъ шаровъ какъ питательнаго желтка. Относительно же образованія листовъ взглядъ *Гетте* стоитъ особнякомъ. *Гетте* называетъ мелкія пигментированныя клѣтки—эмбріональными, большія бѣлыя—желточными. Эмбріональныя клѣтки образуютъ по *Гетте* первичный зародышевый слой; онѣ облекаютъ желточныя клѣтки. Въ томъ мѣстѣ, гдѣ онѣ прилегаютъ къ желточнымъ клѣткамъ, на краю первичнаго слоя, самыя крайнія изъ нихъ ползутъ на внутреннюю поверхность первичнаго слоя и образуютъ вторичный зародышевый слой. Оба эти слоя распадаются впослѣдствіе на три, характерные для всѣхъ животныхъ, зародышевые листа. Изъ первичнаго слоя образуется верхній зародышевый листъ (эктодермъ), который состоитъ изъ двухъ слоевъ: основного [?] и покровнаго — Grund—und Deckschicht. (Unke стр. 155 [?]). Вторичный слой распадается на средній (мезодермъ) и нижній (энтодермъ) зародышевые листы. (Unke стр. [illegible]).

[illegible] развитія зародышевыхъ листовъ у ми- [illegible] развитію въ [illegible] (²). [illegible] шара [illegible] ми-

(¹) [illegible]

(²) [illegible]

ноги, какъ желточныя клѣтки, т. е. принимаетъ ихъ за питательный желтокъ. Энтодермъ образуется по Овсянникову черезъ загибаніе верхняго зародышеваго листа, средній листъ (мезодермъ) черезъ отдѣленіе клѣтокъ нижняго зародышеваго листа.

Такое же точно образованіе зародышевыхъ листовъ принимаютъ *Ковалевскій*, *Овсянниковъ* и *Вагнеръ* для стерляди. Относительно образованія энтодерма мы находимъ у нихъ слѣдующее: „Die Zellenschicht der oberen Eihälfte an der Stelle, an welcher sih eine vorspringende Leiste und durch Einkerbung schon zwei Blätter gebildet haben, fängt an, sich auf die untere Eihälfte allmählich zu verbreiten..... (loc. cit стр. 174). Относительно образованія мезодерма они говорятъ слѣдующее: „Nachdem sich die Darmhöble gebildet hat besteht das über derselben liegende Blatt aus zwei Blättern einem oberen und einem unteren. Sie gehen beide am Rande des Rusconischen Afters in einander über. Nun trennt sich von dem unteren Blätte die andere Zellenreihe, um die obere Wand des Darmdrüsenblattes zu bilden. Diese Zellen sind reich an schwarzen Pigment und werden nach unten grösser. Jener Theil, welcher nach Bildung des Darmdrüsenblattes nachgeblieben ist, bildet das mittlere Blatt (loc. cit стр. 178). Я самъ сначала представлялъ себѣ образованіе нижняго зародышеваго листа [1], какъ Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ; впослѣдствіе же, когда я изслѣдовалъ болѣе раннія стадіи развитія, я долженъ былъ оставить свой прежній взглядъ и придти къ убѣжденію, что въ образованіи энтодерма участвуютъ не мелкія пигментированныя клѣтки, а крупныя клѣтки нижней части яйца.

---

[1] См. мое предварит. сообщеніе въ приложеніи къ протоколу 84 засѣданія Казанскаго общества естествоиспытателей.

Изъ сопоставленія различныхъ мнѣній относительно образованія зародышевыхъ листовъ слѣдуетъ, что, не смотря на то, что этотъ вопросъ былъ изслѣдованъ многократно, онъ все же, остается покуда открытымъ. Изъ сравненія мнѣній различныхъ наблюдателей видно, что сущность вопроса заключается въ томъ: происходитъ ли Русконіево отверстіе черезъ загибаніе верхней, или нижней части яйца? Отъ рѣшенія этого вопроса зависитъ рѣшеніе того: какъ смотрѣть на нижнія клѣтки: какъ на питательную, или какъ на образовательную часть яйца? Такъ какъ большинство наблюдателей согласно въ томъ, что Русконіево отверстіе образуется черезъ загибаніе поверхностнаго слоя клѣтокъ, и такъ какъ съ образованіемъ Русконіева отверстія начинается образованіе пищеварительной полости, а слѣдовательно и спинной стѣнки энтодерма, то для рѣшенія вопроса объ образованіи зародышевыхъ листовъ необходимо изслѣдовать самыя раннія стадіи образованія Русконіева отверстія. Если при этомъ углубляется верхняя мелкоклѣтная часть яйца, то тогда мы должны смотрѣть на верхнюю часть какъ на исключительно образовательную часть яйца; нижнія клѣтки яйца будутъ въ такомъ случаѣ представлять только питательный желтокъ. Если же углубленіе Русконіева отверстія, а слѣдовательно и образованіе стѣнокъ первичной пищеварительной полости происходитъ въ нижнемъ слоѣ клѣтокъ, то тогда верхняя и нижняя части яйца должны имѣть значеніе образовательное. Верхняя и нижняя часть яйца получаютъ тогда значеніе зародышевыхъ листовъ: первая—верхняго зародышеваго листа (эктодерма), вторая—нижняго (энтодерма). Рѣшеніе вопроса: какая именно часть яйца углубляется внутрь?—представляетъ довольно значительныя затрудненія вслѣдствіе того, что въ томъ мѣстѣ, гдѣ поверхность яйца углубляется

внутрь, клѣтки верхней и нижней частей яйца почти одинаковой величины. Поэтому, пользоваться для наблюденія различіемъ въ величинѣ между клѣтками не совсѣмъ легко. Остается для рѣшенія вопроса другое качество клѣтокъ, а именно различное отношеніе ихъ къ красящимъ веществамъ. Выше я уже замѣтилъ, что мелкозернистыя клѣтки верхней части яйца легко окрашиваются гематоксилиномъ, тогда какъ клѣтки нижней части красятся имъ гораздо слабѣе и окраска ихъ наступаетъ позднѣе. Это различіе въ окраскѣ представляетъ очень важныя удобства при наблюденіи процесса образованія Русконіева отверстія; имъ же можно руководиться и въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, когда уже образовалась первичная пищеварительная полость. Верхній зародышевый листъ является обыкновенно на такихъ окрашенныхъ препаратахъ довольно ясно ограниченнымъ отъ нижняго.

Начинаю описаніе процесса образованія зародышевыхъ листовъ съ той стадіи развитія, когда въ первый разъ на поверхности яйца подъ краевымъ утолщеніемъ появляется углубленіе, составляющее зачатокъ Русконіева отверстія. Въ предыдущей главѣ я указалъ уже на то что клѣтки нижней части не вездѣ одинаковы; въ нижнемъ полюсѣ яйца онѣ большія, по мѣрѣ же приближенія къ экватору, или къ краю верхней части яйца, онѣ становятся постепенно меньше. Сказанное о периферическихъ клѣткахъ нижней части яйца относится также и къ центральнымъ клѣткамъ этой части, которыя на днѣ сегментаціонной полости гораздо меньше, чѣмъ въ нижнемъ полюсѣ яйца. Причина этого различія въ величинѣ заключается въ томъ, что сегментація яйца постепенно подвигается отъ верхняго полюса къ нижнему; она начинается на верхнемъ полюсѣ, и въ продолженіи всего времени дѣленія желтка, верхняя часть

[illegible]

[illegible]

раздо выше, чѣмъ на описанной и плотно прилегаетъ къ среднимъ клѣткамъ нижней части яйца. Такъ какъ Русконіево отверстіе въ этой стадіи развитія еще серпообразно и, такъ какъ оно постепенно разрастается въ послѣдующей стадіи развитія, то, смотря потому чрезъ какую часть этого серпа будетъ сдѣланъ разрѣзъ, мы получимъ различныя стадіи образованія Русконіева отверстія (первичной пищеварительной полости). Если разрѣзъ будетъ сдѣланъ черезъ средину серпа, мы получимъ разрѣзъ наиболѣе углубленной части, если же разрѣзъ пройдетъ черезъ концы серпа, получимъ болѣе раннія стадіи углубленія. На фиг. 34 A и B нарисованы два послѣдовательные разрѣза черезъ края Русконіеваго отверстія: A ближе кь краю, B ближе къ центру. На верхней части каждаго изъ этихъ разрѣзовъ (надъ углубленіемъ) видна часть краеваго валика, (фиг. 34 A и B Ex), состоящаго изъ мелкихъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ клѣтокъ. Внутренней стороной краевой валикъ прилегаетъ къ клѣткамъ нижней части яйца (En). Послѣднія отличаются на препаратѣ своимъ блѣдно желтымъ цвѣтомъ и довольно богатымъ содержаніемъ пигмента въ видѣ мельчайшихъ зернышекъ. На рисункѣ эти клѣтки изображены безъ ядеръ. Это происходитъ оттого, что на препаратахъ, съ которыхъ сняты рисунки, этѣ клѣтки были почти совсѣмъ не окрашены; при удачной окраскѣ можно однако убѣдиться, что и въ нихъ также находятся ядра, но безъ ядрышекъ, какъ вообще въ клѣткахъ нижней части яйца.

Разница въ окраскѣ между клѣтками верхней и нижней части яйца (Ex и En) позволяетъ легко убѣдиться въ томъ, что углубленіе, лежащее между обѣими частями и составляющее зачатокъ первичной пищеварительной полости, (фиг. 34, A и B Ra) образуется клѣтками нижней части яйца. Сначала это углубленіе является въ формѣ неглубо-

кой бороздки (фиг. 34 А); позднѣе оно растетъ внутрь и вверхъ и принимаетъ форму щели (фиг. 34 В).

Образованіе первичной пищеварительной полости исключительно изъ нижней части яйца очень важно, такъ какъ оно выясняетъ намъ морфологическое значеніе клѣтокъ верхней и нижней части яйца. Верхняя мелкоклѣтная часть яйца, которая образуется главнымъ образомъ изъ зачатка, въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія играетъ роль верхняго зародышеваго листа. Она составляетъ сводъ сегментаціонной полости и утолщается книзу и къ краямъ въ краевой валикъ. Сводъ сегментаціонной полости состоитъ изъ трехъ слоевъ клѣтокъ; въ краевомъ валикѣ число слоевъ значительно увеличивается. Всѣ клѣтки верхняго листа очень малы и отличаются отъ нижнихъ клѣтокъ указаннымъ выше отношеніемъ къ гематоксилину. Нижняя крупноклѣтная часть яйца, занимающая во время образованія Русконіева отверстія почти $^1/_2$ поверхности яйца, на основаніи своего исключительнаго участія въ образованіи первичной пищеварительной полости, должна быть разсматриваема какъ нижній зародышевый листъ. Позднѣйшія стадіи развитія убѣждаютъ насъ, что эта часть яйца вполнѣ соотвѣтствуетъ кишечно-железистому зачатку.

И такъ, исторія развитія первичной пищеварительной полости показываетъ, что еще во время сегментаціи происходитъ дифференцированіе сегментныхъ клѣтокъ въ два первичные зародышевые листа. Ближайшія измѣненія этихъ листовъ состоятъ въ дальнѣйшемъ ихъ дифференцированіи въ три зародышевые листа: экзодермъ, энтодермъ и мезодермъ. Образованіе средняго зародышеваго листа (мезодерма) начинается довольно рано и идетъ параллельно съ выростаніемъ первичной пищеварительной полости. Прежде чѣмъ мы перей-

демъ къ среднему листу, разсмотримъ наружныя измѣненія яйца.

Эти измѣненія чрезвычайно просты и настолько сходны съ извѣстными уже измѣненіями яйца амфибій въ соотвѣтствующій періодъ развитія, что могутъ быть описаны въ немногихъ словахъ. Онѣ состоятъ въ постепенномъ разрастаніи верхняго зародышеваго листа надъ нижнимъ. Послѣдній постепенно покрывается верхнимъ листомъ и является наконецъ въ послѣднихъ стадіяхъ этого періода развитія въ видѣ темнаго круглаго пятна, имѣющаго видъ пробки, торчащей изъ отверстія образованнаго краями верхняго листа. Разница между этими стадіями развитія стерлядей и соотвѣтственными амфибіи заключается въ цвѣтѣ обѣихъ частей яйца. У амфибій верхняя часть яйца темная, она обрастаетъ нижнюю свѣтлую, которая въ послѣднихъ стадіяхъ сегментаціи торчитъ наружу въ видѣ бѣлаго пятна, извѣстнаго подъ именемъ желточной пробки. У стерлядей наоборотъ верхняя часть свѣтлая, а нижняя темная является въ видѣ темнаго пятна, для котораго мы можемъ удержать названіе желточной пробки.

Кромѣ этихъ общихъ измѣненій въ яйцѣ, еще въ раннихъ стадіяхъ описываемаго періода развитія становятся замѣтными снаружи другія измѣненія въ верхней обрастающей части яйца, которыя указываютъ на образованіе органовъ зародышеваго тѣла. На одной сторонѣ яйца, которая составляютъ будущую спинную сторону зародыша, замѣчается, еще задолго до конца обрастанія, темное пятно лежащее какъ разъ надъ краевымъ валикомъ. Это пятно составляетъ зачатокъ зародышеваго тѣла; оно растетъ вмѣстѣ съ ростомъ пищеварительной полости вверхъ и къ концу

обрастанія уже представляетъ весьма ясные контуры. Образованіе этого зачатка зародышеваго тѣла и дальнѣйшія его измѣненія будутъ описаны въ слѣдующей главѣ.

Одновременно съ этими измѣненіями происходитъ разрастаніе Рускопіеваго отверстія со спинной стороны на брюшную. Спинной стороной я называю ту, на которой прежде всего образуется углубленіе первичной пищеварительной полости, на которой впослѣдствіе эта полость бо̀льше и на которой появляется зачатокъ зародышеваго тѣла, брюшной—противуположную. Серпообразное углубленіе растетъ подъ краевымъ валикомъ и очень скоро принимаетъ кольцеобразную форму. Оно является въ видѣ щели, отдѣляющей центральную часть нижняго зародышеваго листа отъ периферической, прилегающей къ зачатку зародышеваго тѣла. На продольномъ разрѣзѣ ближайшей къ описанной стадіи развитія (фиг. 35 и 36), на брюшной и спинной сторонѣ яйца пищеварительная полость (фиг. 35, Pd) представляетъ одинаковые размѣры. Позднѣе, она разрастается сильнѣе на спинной сторонѣ, подъ зачаткомъ зародышеваго тѣла, на брюшной же остается почти безъ измѣненія. Для краткости этотъ зачатокъ спинной части зародыша мы можемъ назвать „эмбріональнымъ зачаткомъ".

Гистологическое строеніе яйца въ этой стадіи развитія заслуживаетъ особеннаго вниманія, потому что теперь именно начинается въ яйцѣ дальнѣйшее дифференцированіе зародышевыхъ листовъ. Такъ какъ это дифференцированіе главнымъ образомъ состоитъ въ образованіи средняго зародышеваго листа, относительно происхожденія котораго существуютъ вообще самыя разнорѣчивыя мнѣнія, то я считаю необходимо нѣсколько подробнѣе разсмотрѣть строеніе яйца въ этой стадіи развитія.

Наиболѣе существенная часть яйца, въ которой происходитъ образованіе мезодерма, есть эмбріональный зачатокъ, ограничивающій первичную пищеварительную полость снаружи и состоящій сначала изъ краеваго валика и слоя клѣтокъ нижняго листа (спинной стѣнки пищеварительной полости). На фиг. 36 эта зародышевая часть нарисована отдѣльно при сильномъ увеличеніи (Гартнакъ сист. 7). Краевой валикъ, равно какъ и верхній листъ состоятъ изъ маленькихъ клѣтокъ, имѣющихъ въ этой стадіи и въ послѣдующихъ величину не болѣе 0,013 Mm въ діаметрѣ. Онѣ сохраняютъ впродолженіи довольно долгаго времени эту величину, тогда какъ величина клѣтокъ нижняго листа мѣняется въ весьма значительныхъ предѣлахъ. На нижнемъ полюсѣ яйца, въ желточной пробкѣ, клѣтки нижняго листа достигаютъ 0,08 Mm и даже 0,1 Mm въ діаметрѣ; по мѣрѣ удаленія внутрь яйца размѣры клѣтокъ уменьшаются, такъ что на сводѣ пищеварительной полости клѣтки едва достигаютъ 0,05 Mm въ діаметрѣ. Для ясности въ описаніи измѣненія нижняго зародышеваго листа, мы можемъ обозначить ту часть его, которая ограничиваетъ пищеварительную полость со спины—спинною стѣнкою пищеварительной полости, остальную же массу энтодермическихъ клѣтокъ, ограничивающую пищеварительную полость съ брюшной стороны—брюшною частью энтодерма. Послѣдняя соотвѣтствуетъ Ремаковскому „Darmdrüsenkeim". Спинная стѣнка пищеварительной полости (фиг. 35 En') состоитъ всего изъ одного слоя клѣтокъ, увеличивающихся по мѣрѣ удаленія снизу вверхъ т. е. отъ Русконіева отверстія къ своду первичной пищеварительной полости. У самаго свода онѣ почти равняются по величинѣ клѣткамъ брюшной части энтодерма.

[illegible]

[illegible]

[illegible]

[illegible]

поставленіе различныхъ мнѣній относительно образованія мезодерма даетъ въ результатѣ хаосъ, который трудно распутать. Наибольшее количество различныхъ мнѣній по этому вопросу относится къ эмбріологіи птицъ и вообще животныхъ съ мerобластическими яйцами. Такъ какъ сводъ различныхъ мнѣній сдѣланъ уже *Келликеромъ* (Entwickelungsgeschichte des Menschens etc. 2 Auflage стр. 99—105) и *Гисомъ* (Archif. für Anat. u. Entw. 1877. стр. 164—178), то я могу здѣсь ограничиться ссылкою на этихъ авторовъ. Что касается амфибій, циклостомъ и ганоидъ, то различныя воззрѣнія по поводу этого вопроса группируются около двухъ взглядовъ. Одни изъ наблюдателей принимаютъ экзодермальное происхожденіе средняго листа, другіе энтодермальное. Къ первымъ относятся *Ремакъ*, *Бамбекъ* (относительно амфибій), ко вторымъ *Штриккеръ* (амфибіи), *Овсянниковъ* (циклостомы и ганоиды), *Вагнеръ* и *Ковалевскій* (ганоиды). *Гетте* стоитъ по срединѣ этихъ двухъ взглядовъ; онъ принимаетъ энтодермальное и экзодермальное происхожденіе вмѣстѣ, такъ какъ его первичный слой будетъ соотвѣтствовать экзодерму вмѣстѣ съ одной частью мезодерма, вторичный—энтодерму съ другой частью мезодерма.

Изъ положенія мезодерма между экзо - и энтодермомъ и изъ того, что мезодермъ появляется послѣ образованія упомянутыхъ двухъ листовъ, ясно, что онъ можетъ образоваться или на счетъ одного, или на счетъ другаго, конечно если исключить возможность самостоятельнаго образованія его изъ такъ называемыхъ индиферентныхъ клѣтокъ, не принадлежащихъ ни тому, ни другому. Если мезодермъ образуется изъ экзодерма, то мы можемъ представить себѣ три случая его образованія: 1, или онъ происходитъ черезъ отдѣленіе клѣтокъ экзодерма подъ всей поверхностью эмбрі-

ональнаго зачатка, какъ это принимаетъ Ремакъ для амфибій, или 2, онъ можетъ образоваться черезъ утолщеніе осевой части экзодерма и разрастается потомъ въ стороны между экзодермомъ и энтодермомъ, какъ принимаетъ Келликеръ для птицъ и млекопитающихъ, или, наконецъ 3, онъ происходитъ черезъ выростаніе вверхъ краеваго валика, который есть ничто иное, какъ утолщеніе экзодерма. Примѣнимость всѣхъ этихъ случаевъ можетъ быть испытана при изслѣдованіи продольныхъ и поперечныхъ разрѣзовъ яйца; при рѣшеніи вопроса относительно того, какой изъ этихъ случаевъ имѣетъ мѣсто у стерлядей, необходимо обращать вниманіе на относительную величину клѣтокъ въ различныхъ мѣстахъ яйца. Различіе въ величинѣ клѣтокъ указываетъ на болѣе или менѣе дѣятельное размноженіе ихъ, на ростъ различныхъ частей яйца, а эти измѣненія въ свою очередь имѣютъ непосредственное отношеніе къ образованію средняго зародышеваго листа.

Если мезодермъ образуется изъ энтодерма, то и здѣсь мы можемъ представить себѣ нѣсколько случаевъ его образованія. Онъ можетъ происходить изъ энтодерма, черезъ расщепленіе этого послѣдняго въ эмбріональномъ зачаткѣ на два слоя, изъ которыхъ одинъ — внутренній — будетъ состоять изъ одного слоя клѣтокъ и будетъ представлять спинную стѣнку пищеварительной полости, другой—наружный—будетъ помѣщаться между первымъ и экзодермомъ и будетъ представлять мезодермъ. Подобное происхожденіе мезодерма принимаютъ *Овсянниковъ*, *Вагнеръ* и *Ковалевскій* для стерлядей (loc. cit. стр. 178) и *Овсянниковъ* для миногъ. Второй возможный случай энтодермальнаго образованія мезодерма состоитъ въ образованіи его изъ тѣхъ клѣтокъ энтодерма, которыя проникаютъ въ эмбріональный зачатокъ сверху и ложатся между экзодермомъ и спинною стѣнкою пищева-

рительной полости. Такъ какъ у стерлядей возможно только экзодермальное или энтодермальное происхожденіе мезодерма [1], то мы можемъ покуда ограничиться указаніемъ на приведенные возможные случаи образованія этого листа изъ двухъ первоначальныхъ листовъ (экзо-и этнодерма) и перейдемъ теперь къ изслѣдованію продольныхъ и поперечныхъ разрѣзовъ для рѣшенія вопроса: какой именно изъ приведенныхъ случаевъ имѣетъ мѣсто у стерлядей?

Въ стадіи, изображенной на фиг. 37, пищеварительная полость представляетъ уже довольно существенныя измѣненія. Она становится ассиметричною. Та часть ея, которая лежитъ подъ эмбріональнымъ зачаткомъ, выростаетъ гораздо больше, чѣмъ часть лежащая на брюшной сторонѣ яйца. Впослѣдствіе разница между спинною и брюшною частями пищеварительной полости становится еще болѣе значительною (фиг. 38) и ведетъ въ концѣ концовъ къ тому, что брюшная часть полости является только въ видѣ незначительнаго дополненія къ спинной. Эту брюшную часть пищеварительной полости мы будемъ называть для краткости дополнительной.

Верхній зародышевый листъ состоитъ въ обѣихъ разсматриваемыхъ стадіяхъ развитія (фиг. 37 и 38 Ex) изъ двухъ слоевъ клѣтокъ, совершенно одинаковыхъ по гистологическому строенію. Въ верхней части яйца и въ верхней части эмбріональнаго зачатка этотъ зародышевой листъ рѣзко отличается отъ энтодерма; впослѣдствіи онъ также рѣзко отличается и отъ лежащаго непосредственно подъ нимъ мезодерма. Въ нижней части эмбріональнаго зачатка, въ краевомъ валикѣ эта рѣзкая граница исчезаетъ. Причина этого отсутствія рѣзкой границы понятна. Въ верхней

---

(1) Потому что, кромѣ экзодерма и энтодерма у нихъ нѣтъ другихъ клѣтокъ.

[illegible] самыхъ [illegible]

[illegible] времени [illegible] стер- [illegible]

[illegible] Противъ этого пред-

положенія существуютъ однако довольно вѣскіе факты. Если бы такое отслоеніе существовало подъ всѣмъ верхнимъ листомъ, то средній зародышевый листъ образовался бы на всѣхъ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ существуетъ верхній листъ т. е. какъ въ эмбріональномъ зачаткѣ, такъ и въ остальныхъ частяхъ, чего въ дѣйствительности не бываетъ, такъ какъ средній листъ является только въ эмбріональномъ зачаткѣ. Если бы такое отслоеніе происходило только въ эмбріональномъ зачаткѣ, то на другихъ мѣстахъ яйца мы все-таки встрѣчали бы трехслойный верхній листъ, чего также не бываетъ. Слѣдовательно, переходъ отъ трехслойнаго состоянія въ двуслойное долженъ быть объясненъ чѣмъ нибудь другимъ, а не Ремаковскимъ способомъ экзодермальнаго происхожденія мезодерма, который у стерлядей не имѣетъ мѣста. Этотъ переходъ происходитъ вслѣдствіе перемѣщенія клѣтокъ верхняго зародышеваго листа, которое главнымъ образомъ и ведетъ къ распространенію верхняго листа на нижнюю часть яйца. Выше было сказано, что клѣтки верхняго листа сохраняютъ долго свою прежнюю величину 0,013 mm. въ діаметрѣ. Это постоянство величины указываетъ на ихъ ограниченное размноженіе. Съ другой стороны, верхній зародышевый листъ постепенно разрастается на нижнюю часть яйца; это разрастаніе можетъ происходить или вслѣдствіе размноженія его элементовъ или постепеннаго сплющиванія его, которое въ свою очередь сводится на перемѣщеніе элементовъ. Такъ какъ клѣтки экзодерма не размножаются, или размножаются весьма мало, то очевидно, что разрастаніе этого листа должно происходить на счетъ его толщины, что мы дѣйствительно и видимъ. Клѣтки, расположенныя въ три слоя, располагаются впослѣдствіе въ два. Подобное перемѣщеніе элементовъ можно наблюдать позднѣе и въ другихъ частяхъ зародыша (въ нервномъ зачаткѣ) и будетъ подробно описано въ слѣдующей главѣ.

Экзодермальное происхожденіе мезодерма въ смыслѣ *Кёлликера* т. е. черезъ утолщеніе экзодерма въ осевой части зародыша и разрастаніе его въ стороны, не имѣетъ мѣста у стерлядей, какъ въ этомъ легко можно убѣдиться на поперечныхъ разрѣзахъ. Вездѣ на поперечныхъ разрѣзахъ верхній листъ состоитъ только изъ двухъ слоевъ клѣтокъ и, хотя онъ утолщается въ осевой части эмбріональнаго зачатка, но это утолщеніе представляетъ образованіе нервнаго зачатка и не имѣетъ никакого отношенія къ образованію мезодерма.

Остается, слѣдовательно, третій возможный случай экзодермальнаго образованія мезодерма, именно, чрезъ разрастаніе краеваго валика. При такомъ способѣ образованія мезодермъ долженъ расти по направленію снизу вверхъ, отъ краеваго валика къ своду первичной пищеварительной полости.

При описаніи предъидущей стадіи развитія было уже сказано, что краевой валикъ состоитъ изъ такихъ же клѣтокъ, какъ и верхній зародышевый листъ. Между нимъ и верхнимъ листомъ не существуютъ рѣзкой границы: рѣзкій контуръ, отдѣляющій экзодермъ отъ энтодерма, доходитъ только до верхней части краеваго валика. Такія же неясныя границы представляетъ краевой валикъ относительно тѣхъ клѣтокъ энтодерма, которыя лежатъ надъ нимъ въ эмбріональномъ зачаткѣ. Эти послѣднія клѣтки, наполняющія пространство между верхнимъ и нижнимъ листомъ эмбріональнаго зачатка лежатъ, какъ сказано выше, въ томъ мѣстѣ гдѣ впослѣдствіе находится мезодермъ. Уже изъ этого положенія очевидно, что онѣ не могутъ быть безъучастными въ образованіи этого зародышеваго листа Такъ какъ однако онѣ непосредственно переходятъ въ краевой валикъ, то естественно раждается вопросъ: не учавствуютъ

ли въ образованіи мезодерма и клѣтки краеваго валика? Этотъ вопросъ можетъ быть рѣшенъ изъ сравненія разрѣзовъ, нарисованныхъ на фиг. 37 и 38, на которыхъ отношеніе клѣтокъ внѣдряющагося въ эмбріональный зачатокъ энтодерма къ клѣткамъ краеваго валика довольно ясны. Клѣтки энтодерма (фиг. 37) проходящія сверху въ эмбріональный зачатокъ не вездѣ представляютъ одинаковую величину и свойства. Въ верхней части зачатка мы встрѣчаемъ наибольшія клѣтки, имѣющія приблизительно до 0,018 mm. въ поперечникѣ; по мѣрѣ же подviганія книзу т. е. къ краевому валику онѣ становятся меньше и наконецъ у краеваго валика онѣ представляютъ величину 0,013 mm, величину, которая вполнѣ одинакова съ клѣтками краеваго валика. По мѣрѣ выростанія первичной пищеварительной полости и эмбріональнаго зачатка, количество этихъ мелкихъ клѣтокъ увеличивается; онѣ образуютъ наконецъ слой, лежащій между экзодермомъ и энтодермомъ почти на всемъ протяженіи эмбріональнаго зачатка и переходящій на верхней части зачатка надъ сводомъ пищеварительной полости въ брюшную часть энтодерма (фиг. 38). Этотъ слой клѣтокъ и составляетъ мезодермъ. (Фиг. 38 Ms).

И такъ изъ сравненія фиг. 37 и 38 видно, что мезодермъ выростаетъ постепенно снизу вверхъ т. е. по направленію отъ краеваго валика къ своду первичной пищеварительной полости. Это нарастаніе можетъ обусловливаться или размноженіемъ клѣтокъ краеваго валика, или размноженіемъ клѣтокъ энтодерма, внѣдряющихся сверху въ эмбріональный зачатокъ. Если бы оно происходило со стороны краеваго валика, то мы должны были бы получить слѣдующую картину. Клѣтки краеваго валика, размножаясь становились бы меньше, и масса ихъ, составляющая краевой валикъ, рѣзко бы отграничивалось сверху отъ клѣтокъ внѣд-

ряющейся части энтодерма, которыя вообще больше клѣтокъ краеваго валика. Такой рѣзкой границы мы однако не видимъ между мезодермомъ и клѣтками энтодерма. Напротивъ *мезодермъ, впродолженіи всего періода образованія первичной пищеварительной полости, представляетъ непрерывный переходъ къ брюшной части энтодерма.* Отсюда слѣдуетъ, что наростаніе мезодерма происходитъ не со стороны краеваго валика, а со стороны энтодерма, который и оказывается главнымъ дѣятелемъ въ образованіи мезодерма. Принявши такое энтодермальное происхожденіе мезодерма, мы можемъ объяснить сразу всѣ тѣ картины, которыя представляетъ продольный разрѣзъ яйца въ различныя стадіи образованія зародышевыхъ листовъ, а также въ немногихъ словахъ изобразить образованіе мезодерма.

Начало образованія мезодерма должно быть отнесено къ очень раннему періоду развитія, а именно къ тому, когда только начинается углубленіе энтодерма для образованія первичной пищеварительной полости. Въ это время крайнія клѣтки энтодерма, которые прилегаютъ къ экзодерму, дѣлятся скорѣе чѣмъ центральныя и нижнія. Во время углубленія поверхностныхъ клѣтокъ энтодерма подъ краевымъ валикомъ, часть этихъ крайнихъ клѣтокъ энтодерма, лежащая надъ краевымъ валикомъ, попадаетъ между углубляющимся энтодермомъ и экзодермомъ. Она то и составляетъ зачатокъ мезодерма. По мѣрѣ выростанія первичной пищеварительной полости вверхъ, клѣтки энтодерма лежащія надъ сводомъ этой полости переходятъ въ эмбріональный зачатокъ, присоединяются сверху къ первымъ клѣткамъ мезодерма, которыя въ это время размножаются, становятся вслѣдствіе размноженія меньше и скоро сравниваются въ величинѣ съ клѣтками краеваго валика. Этѣ вновь присоединившіяся клѣтки также дѣлятся, также уменьшаются и

превращаются въ новый слой мезодерма, прилегающій сверху къ первому. Такимъ образомъ впродолженіи всего періода образованія первичной пищеварительной полости происходитъ нарастапіе клѣтокъ мезодерма сверху, которое идетъ параллельно съ разрастаніемъ первичной пищеварительной полости и оканчивается съ ея окончательнымъ образованіемъ.

Въ заключеніи намъ остается разсмотрѣть измѣненія сегментаціонной полости, которая достигаетъ maximum своего развитія при началѣ образованія первичной пищеварительной полости и къ концу этого процесса совершенно исчезаетъ. Сегментаціонная полость сначала заключается между верхнимъ и нижнимъ зародышевыми листами (фиг. 33 Fh). Первый образуетъ сводъ ея, второй ея дно. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія (фиг. 34, 35, 37) она уже со всѣхъ сторонъ заключена въ нижнемъ зародышевомъ листѣ, вслѣдствіе того что подъ верхнимъ листомъ, образующимъ ея сводъ, ложится слой клѣтокъ нижняго листа. Причину такого передвиженія клѣтокъ нижняго листа подъ первоначальнымъ сводомъ сегментаціонной полости надо искать отчасти въ дѣленіи клѣтокъ пижняго листа, отчасти въ образованіи и разрастаніи первичной пищеварительной полости. Мы видѣли, что краевыя клѣтки энтодерма дѣлятся скорѣе, чѣмъ центральныя. Вслѣдствіе этого болѣе быстраго размноженія краевыхъ клѣтокъ, краевая часть энтодерма должна разрастаться, отчасти вверхъ, отчасти внизъ. Разрастаніе внизъ служитъ, какъ мы видѣли, поводомъ къ образованію мезодерма, такъ какъ эта разрастающаяся часть энтодерма внѣдряется въ эмбріональный зачатокъ и даетъ матеріалъ для образованія мезодерма. При разрастаніи же краеваго слоя энтодерма вверхъ, этотъ слой встрѣчаетъ наименьшее сопротивленіе со стороны сегмента-

ціонной полости; вслѣдствіе этого клѣтки лежащія по краямъ дна сегментаціонной полости должны вслѣдствіе размноженія двигаться (конечно пассивно) вверхъ подъ сводомъ сегментаціонной полости и образовать слой, лежащій непосредственно подъ верхнимъ зародышевымъ листомъ. Такой слой мы въ дѣйствительности и встрѣчаемъ въ стадіи, нарисованной на фиг. 34 и слѣд. Образованіе первичной пищеварительной полости въ значительной степени способствуетъ такому передвиженію краевыхъ клѣтокъ энтодерма, такъ какъ пищеварительная полость, разрастаясь, давитъ на клѣтки лежащія надъ нею и заставляетъ ихъ передвигаться вверхъ.

Къ концу образованія зародышевыхъ листовъ сегментаціоная полость значительно уменьшается (фиг. 38 **Fh**). Она ложится на брюшной сторонѣ зародыша, теряетъ свою прежнюю правильную форму и представляетъ вообще признаки, предвѣщающіе скорое ея исчезновеніе, которое и совершается въ непосредственно слѣдующей стадіи развитія (фиг. 50).

Переходимъ къ сравненію описанныхъ съ этой главѣ явленій съ соотвѣтственными явленіями другихъ, сродныхъ съ стерлядью въ эмбріологическомъ отношеніи, животныхъ. Наружныя измѣненія яйца стерлядей въ періодъ образованія зародышевыхъ листовъ представляютъ, какъ уже извѣстно изъ наблюденій *Ковалевскаго*, *Овсянникова* и *Вагнера*, полную аналогію съ измѣненіями яйца амфибій. Большинство ученыхъ склонно принимать, что яйцо амфибій, въ этотъ періодъ развитія представляетъ такъ называемую стадію гаструла. Такъ какъ развитіе стерляди въ это время вполнѣ походитъ на развитіе амфибій, то понятно что это заключеніе можетъ быть перенесено и на стерлядей. Мы видѣли

однако, что относительно способа образованія зародышевыхъ листовъ у амфибій существуетъ весьма сильное разногласіе мнѣній, что это разногласіе касается самыхъ существенныхъ явленій этого процесса, и что оно должно непремѣнно оказывать весьма сильное вліяніе на общіе выводы, вытекающіе изъ изученія фактовъ. Такъ какъ кромѣ того развитіе стерляди находится въ причинной связи съ развитіемъ низшихъ рыбъ, какъ Amphioxus и циклостомы, то я считаю необходимымъ указать на отношеніе стерляди къ этимъ низшимъ рыбамъ; этимъ можно установить вмѣстѣ съ тѣмъ условія, при которыхъ можетъ быть принято существованіе стадіи гаструла.

Результаты наблюденій, изложенныхъ въ настоящей главѣ могутъ быть резюмированы въ слѣдующихъ положеніяхъ:

1) Просегментированное яйцо стерляди состоитъ изъ двоякаго рода элементовъ: малыхъ и большихъ сегментныхъ клѣтокъ, изъ которыхъ первыя занимаютъ верхнюю, вторыя—нижнюю часть яйца. Верхніе клѣтки имѣютъ значеніе верхняго зародышеваго листа, нижнія—нижняго листа.

2) Первичная пищеварительная полость происходитъ черезъ углубленіе нижняго зародышеваго листа подъ краемъ краеваго валика.

3) Средній зародышевый листъ (мезодермъ) образуется изъ нижняго листа, клѣтки котораго входятъ въ эмбріональный зачатокъ сверху и ложатся между верхнимъ листомъ и спинною стѣнкою первичной пищеварительной полости.

Изъ всѣхъ этихъ положеній для насъ особенно важны первыя два, касающіяся первыхъ моментовъ дифференцированія эмбріональныхъ клѣтокъ въ зародышевые листы и образованія первичной пищеварительной полости. Мы видѣли выше, что именно относительно этихъ то процессовъ

[illegible]

животныхъ мы должны несомнѣнно брать развитіе амфіокса, то при вырабатываніи общихъ выводовъ относительно гаструла, или вообще основной формы зародыша, конечно прежде всего мы должны обращаться за сравненіями къ этому низшему позвоночному. Первоначальная эмбріональная форма, которую мы встрѣчаемъ у амфіокса есть пузырь состоящій изъ однородныхъ клѣтокъ, такъ наз. стадія бластула; изъ этой стадіи образуется чистѣйшая форма гаструла черезъ углубленія одной стѣнки этого пузыря въ другую. При этомъ углубляющаяся стѣнка превращается въ внутреннюю оболочку пищеварительнаго канала или въ нижній зародышевый листъ, а верхняя стѣнка гаструла будетъ составлять верхній зародышевый листъ. Переходя отъ этой коренной гаструла амфіокса къ развитію другихъ рыбъ, мы встрѣчаемъ у послѣднихъ видоизмѣненіе этой формы, убусловленное, по справедливому замѣчанію *Геккеля* ([1]) и *Бальфора* ([2]) скопленіемъ питательной массы желтка въ клѣткахъ энтодерма.

Образованіе зародышевыхъ листовъ у стерляди представляетъ значительную аналогію съ этимъ процессомъ у амфіокса. У стерлядей мы встрѣчаемъ во первыхъ стадію бластула, во вторыхъ образованіе первичной пищеварительной полости черезъ углубленіе одной стѣнки бластула, представляющей энтодермъ. Стадію бластула представляетъ яйцо нарисованное въ продольномъ разрѣзѣ на фиг. 32 и 33; начало гаструляціи мы видимъ на фиг. 34, когда нижній листъ начинаетъ углубляться внутрь для образованія первичной пищеварительной полости. Не смотря на это сходство въ раз-

---

([1]) Jenaische Zeitschr. Bd. IX.

([2]) *Balfour*, On the early stages of developement of Vertebrata. Quart. Journ. of. micr. Sc. 1875.

и нѣсколько расширено на брюшную сторону. Такое одностороннее развитіе первичной пищеварительной полости имѣетъ весьма важное морфологическое значеніе, такъ какъ на основаніи ассиметріи бластопора, Petromyzon представляетъ переходную форму между амфіоксомъ и ганоидами т. е. занимаетъ въ эмбріологическомъ отношеніи такое же мѣсто, какъ и въ системѣ рыбъ. *Бальфоръ*, въ своемъ прекрасномъ сочиненіи о первыхъ стадіяхъ развитія позвоночныхъ, представляетъ схему гипотетическаго животнаго, которое должно бы на основаніи первыхъ явленій развитія занимать среднее мѣсто между амфіоксомъ и амфибіями; онъ ссылается при этомъ на Petromyzon (по Овсянникову), какъ на форму, которая отвѣчаетъ его схемѣ. Соглашаясь вполнѣ съ этими соображеніями *Бальфора*, я съ своей стороны нахожу нужнымъ добавить, что распространеніе Рускoніева отверстія со спинной стороны на брюшную у стерлядей и у амфибій должно представлять результатъ дальнѣйшихъ измѣненій яйца,—пріобрѣтенное, а не унаслѣдованное свойство. Какъ унаслѣдованную отъ амфіокса форму мы должны разсматривать ту стадію развитія, которая существуетъ у циклостомъ съ овальнымъ бластопоромъ и у ганоидъ съ серпообразнымъ.

И такъ, взявъ за исходную точку развитіе амфіокса и изслѣдовавъ развитіе циклостомъ, ганоидъ и амфибій относительно ихъ первыхъ стадій, мы въ состояніи объяснить, на основаніи развитія амфіокса, цѣлый рядъ явленій у циклостомъ, ганоидъ и амфибій. Развитіе этихъ болѣе высшихъ формъ позвоночныхъ вытекаетъ какъ необходимое слѣдствіе изъ развитія амфіокса, а различныя видоизмѣненія гаструла у всѣхъ этихъ формъ находятъ довольно вѣроятное объясненіе въ распредѣленіи и накопленіи питательнаго желтка въ ихъ яйцахъ.

Разсматривая эти эмбріологическіе факты съ филогенетической точки зрѣнія, мы, я думаю, имѣемъ право выразить генетическое отношеніе между указанными формами позвоночныхъ животныхъ въ слѣдующихъ тезисахъ: 1) Ганоиды и циклостомы представляютъ одну генеалогическую вѣтвь, коренной формой которой можетъ служить амфіоксъ. 2) Циклостомы отклонились отъ этой формы раньше ганоидъ и это отклоненіе первоначально объусловливалось накопленіемъ питательнаго матеріала въ нижней части ихъ яйца. 3) Ганоиды и батрахіи уклонились впослѣдствіе отъ какой нибудь циклостомообразной формы и это уклоненіе первоначально объусловливалось распространеніемъ ихъ пищеварительной полости со спинной стороны на брюшную. Эти отношенія, между амфіоксомъ, циклостомами, ганоидами и батрахіями, выраженныя уже въ первыхъ стадіяхъ ихъ развитія, могутъ быть прослѣжены и въ послѣдующихъ стадіяхъ съ такою же, если не съ бо̀льшею ясностью.

Всѣ эти выводы могутъ быть сдѣланы, выходя изъ того положенія, что нижняя крупнозернистая и крупноклѣтная часть просегментированнаго яйца представляетъ нижній зародышевый листъ. Посмотримъ теперь къ какимъ выводамъ мы можемъ придти, если примемъ, что нижнія клѣтки яйца не представляютъ нижняго зародышеваго листа и не имѣютъ образовательнаго значенія, а представляютъ питательно-желточныя клѣтки, (Dotterzellenmasse), какъ это принимаетъ *Гетте* для амфибій. Въ такомъ случаѣ вся постепенность явленій, замѣчаемая въ первомъ случаѣ, исчезаетъ. У ганоидъ и у батрахій въ этомъ послѣднемъ случаѣ мы не находимъ стадіи бластула, такъ какъ та форма, которую мы раньше обозначили какъ бластулу (фиг. 32 и 33), не будетъ уже представлять таковой, потому что нижнія клѣтки ея не суть

эмбріональныя клѣтки, а желтокъ. Что же касается гаструла, то, хотя Гетте и принимаетъ ее, но нетрудно убѣдиться, что это можетъ быть сдѣлано только съ большими натяжками. По Гетте пищеварительная полость образуется черезъ загибаніе первичнаго зародышеваго листа внутрь желточной массы. Загнувшаяся часть представляетъ вторичный листъ. Такъ какъ у амфибій загибаніе происходитъ совершенно аналогично съ стерлядями, то одного взгляда на фиг. 34—38 достаточно для того, чтобы убѣдиться, что загнувшійся нижній зародышевый листъ на верхушкѣ первичной пищеварительной полости (на сводѣ ея) прерывается какъ на брюшной такъ и спинной сторонѣ. Слѣдовательно, если исключить въ яйцѣ Bombinator желточную массу, если предположить напр. что она выпала (срав. фиг. 34 Гётте Unke таблица II) то дно гаструла (часть противуположная Русконіевому отверстію) окажется состоящимъ не изъ энтодерма и экзодерма, а только изъ одного послѣдняго, что совершенно противорѣчитъ понятно о гаструла. Изъ всѣхъ извѣстныхъ видоизмѣненій гаструла у различныхъ животныхъ только гаструла, образующаяся черезъ такъ наз. эпиболію и встрѣчающаяся у Purpura (по Зеленкѣ) походитъ на эту эмбріональную форму лягушекъ, если объяснить послѣднюю согласно съ Гётте. Purpura представлаетъ однако исключительный случаѣ не только между моллюсками, но и между всѣми животными вообще, и притомъ ни одно изъ позднѣйшихъ изслѣдованій по исторіи развитія моллюсковъ ни сколько не подтверждаетъ дѣйствительнаго существованія подобной эмбріональной формы.

Впослѣдствіе, при разсмотрѣніи образованія пищеварительнаго канала, мы подробнѣе разсмотримъ вопросъ объ участіи крупнозернистыхъ клѣтокъ энтодерма (брюшной части энтодерма) въ образованіи брюшной стѣнки пищевари-

тельнаго канала. Теперь я замѣчу только, что энтодерм стерляди вполнѣ соотвѣтствуетъ „Darmdrüsenkeim“ лягушекъ (по Ремаку). Онъ состоитъ какъ сказано выше, изъ спин-ной и брюшной части, и обѣ эти части не представляютъ рѣзкихъ границъ между собою. *Гётте*, придавая крупнозер-нистымъ клѣткамъ Bombinator значеніе желточной массы не играющей слѣдовательно активной роли при образованіи пищеварительнаго канала, находитъ однако, что и у Bom-binator не существуетъ рѣзкой границы между такъ на Dotterzellenmasse и клѣтками энтодерма (Gotte loc cit ст. 260). Это отсутствіе границы, по моему мнѣнію въ значи-тельной степени затрудняетъ возможность образованія эпи-телія пищеварительнаго канала исключительно изъ спинной стѣнки энтодерма (изъ энтодерма въ смыслѣ Гетте), какъ это принимаетъ Гетте для Bombinator, а вмѣстѣ съ тѣмъ представляетъ довольно важный аргументъ противъ мнѣнія Гетте объ исключительно питательномъ значеніи его так наз. Dotterzellenmasse его.

ГЛАВА V.

РАЗВИТІЕ НАРУЖНЫХЪ И ВНУТРЕННИХЪ ОРГАНОВЪ ДО ВЫ-ПЛЕНІЯ ЗАРОДЫША ИЗЪ ЯЙЦА.

Въ исторіи развитія стерлядей весьма трудно разгра-ничить періодъ образованія зародышевыхъ листовъ отъ пе-ріода образованія первыхъ зачатковъ ограновъ, какъ это дѣлается относительно другихъ животныхъ. У стерляди обрастаніе нижней (темной) части яйца верхнею, ведущее за собою дальнѣйшее дифференцированіе зародышевыхъ ли-стовъ, идетъ рядомъ съ первымъ началомъ образованія ор-

новъ. Вслѣдствіе этого средній зародышевый листъ, который въ первое время развитія представляетъ наибольшія измѣненія, уже при своемъ образованіи даетъ начало извѣстнымъ органамъ, происходящимъ изъ него.

Весь длинный періодъ развитія зародыша, до вылупленія его изъ яйца, можетъ быть для удобства раздѣленъ на два періода, изъ которыхъ въ первомъ начинается образованіе первыхъ органовъ зародыша, дальнѣйшее развитіе которыхъ происходитъ во второмъ. Первый періодъ начинается образованіемъ зародышеваго щита, первичной или осевой пластинки и первичной бороздки и оканчивается замыканіемъ нервной бороздки; второй заключается въ дальнѣйшихъ измѣненіяхъ зачатковъ органовъ, происшедшихъ въ первомъ періодѣ изъ трехъ зародышевыхъ листовъ и оканчивается вылупленіемъ зародыша изъ яйца.

I. Измѣненія яйца до замыканія нервной бороздки.

Наружныя измѣненія яйца въ періодъ образованія первичной бороздки до замыканія нервной бороздки были описаны *Ковалевскимъ*, *Овсянниковымъ* и *Вагнеромъ*, и прежде чѣмъ я приступлю къ изложенію собственныхъ наблюденій, я вкратцѣ изложу результаты наблюденій моихъ предшественниковъ, которые главнымъ образомъ касаются явленій, замѣтныхъ на яйцѣ снаружи. По наблюденіямъ Ковалевскаго, Овсянникова и Вагнера, тотчасъ же послѣ образованія Русконіевой бороздки надъ верхнимъ краемъ послѣдней образуется зародышевый щитъ. Послѣдній затѣмъ удлиняется; по срединѣ его образуется первичная полоска, а по бокамъ ея „двѣ концентрическія дуги". Наружная изъ этихъ дугъ составляетъ край утолщеннаго средняго листа, внутренняя—медуллярныя пластинки. Ко времени появленія упомянутыхъ сейчасъ образованій, сегментаціонная по-

лость исчезаетъ. Зародышевый щитъ растетъ затѣмъ въ длину, при чемъ границы его относительно желтка становятся болѣе рѣзкими. Медуллярныя пластинки сближаются, приподымаются нѣсколько кверху и за тѣмъ замыкаются сначала на спинѣ, потомъ на задней части и наконецъ на передней части зародыша. Во время образованія спинной бороздки, въ задней части зародышеваго щита появляются [illegible] валики.

Образованіе первыхъ органовъ, появляющихся у [illegible] какъ и у всякаго другого [illegible] животнаго [illegible], какъ это видно изъ [illegible] Ковалевскаго [illegible] и Вагнера. [illegible]

ной стѣнкой первичной пищеварительной полости. Вслѣдствіе образованія мезодерма надъ спинной стѣнкой пищеварительной полости, зародышевый щитъ, становится еще болѣе замѣтнымъ снаружи, такъ какъ онъ толще всей остальной поверхности яйца.

Этѣ внутреннія причины обусловливаютъ форму и ростъ зародышеваго щита. Такъ какъ зародышевый щитъ есть утолщенная часть зародыша, лежащая надъ первичной пищеварительной полостью, то онъ вполнѣ выражаетъ своею формою форму первичной пищеварительной полости. Ростъ его вверхъ есть не болѣе какъ выраженіе внутреннихъ измѣненій, связанныхъ съ разрастаніемъ первичной пищеварительной полости и мезодерма.

Время образованія зародышеваго щита совершенно справедливо обозначено Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ. Зародышевый щитъ начинаетъ образоваться къ концу перваго дня развитія т. е. тогда же, когда начинается углубленіе нижняго зародышеваго листа для образованія первичной пищеварительной полости. Верхній зародышевый листъ занимаетъ тогда около $^{2}/_{3}$ поверхности яйца.

На слѣдующій день, когда верхній зародышевый листъ покрываетъ уже около $^{4}/_{5}$ поверхности яйца, становятся замѣтными весьма важныя измѣненія на зародышевомъ щитѣ. По рединѣ его образуется бороздка, до 0,7‴ длины, которая окружена двумя валиками, сходящимися другъ съ другомъ на переди (фиг. 39). Заднимъ концомъ своимъ бороздка упирается непосредственно въ Русконіево отверстіе, такъ что валики, ограничивающіе ее, непосредственно переходятъ въ краевой валикъ верхняго зародышеваго листа, вслѣдствіе чего край верхняго листа представляетъ на заднемъ концѣ бороздки вырѣзку.

Промежуточныхъ стадій между только что описанною стадіею и тою, гдѣ зародышевый щитъ только что образуется мнѣ не пришлось наблюдать на свѣжихъ яйцахъ, поэтому я не могу сказать съ достовѣрностью видна ли на живыхъ яйцахъ снаружи описанная Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ „первичная полоска“, образующаяся по срединѣ зародышеваго щита. Поперечные разрѣзы, которые я изслѣдовалъ изъ такихъ промежуточныхъ стадій показываютъ, какъ увидимъ дальше, что зародышевый щитъ по срединѣ утолщенъ; на спиртовыхъ препаратахъ это утолщеніе снаружи незамѣтно.

Описанная въ разсмотрѣнной стадіи развитія бороздка составляетъ первичную или спинномозговую бороздку. Устерлядей невозможно опредѣлить разницы между первичною и спинномозговою бороздами, какъ это принимаютъ относительно другихъ позвоночныхъ животныхъ напр. относительно курицы (Дюрси, Бальфоръ, Келликеръ, Рауберъ и проч.). Тамъ появленіе первичной бороздки предшествуетъ появленію нервной и сопряжено съ извѣстными измѣненіями зародышевыхъ листовъ. Здѣсь первичная бороздка, если можно назвать описанную бороздку этимъ именемъ, непосредственно переходитъ въ нервную бороздку. Въ слѣдующей стадіи развитія она расширяется на своемъ переднемъ концѣ. Это расширеніе имѣетъ почти ромбоидальную форму (фиг. 40) и составляетъ зачатокъ головнаго мозга. Въ слѣдующей стадіи развитія средняя часть бороздки также расширяется (фиг. 41). Дальнѣйшія, замѣтныя снаружи измѣненія бороздки, состоятъ въ ростѣ ея, который идетъ рядомъ съ ростомъ верхней (свѣтлой) части яйца, и затѣмъ въ замыканіи ея. Замыканіе начинается, какъ справедливо замѣчено было уже Ковалевскимъ, Овсянниковымъ и Вагнеромъ,

на средней части борозды; послѣ средней части замыкается передняя и наконецъ и задняя часть борозды.

Чтобы покончить съ описаніемъ наружнаго вида спинно-мозговой борозды, мы должны обратить вниманіе на двѣ существенныя части ея: переднюю и заднюю. Передняя расширенная часть важна потому, что составляетъ зачатокъ головнаго мозга; задняя имѣетъ весьма важное значеніе по своимъ отношеніямъ къ первичной пищеварительной полости. Мы видѣли что передняя часть представляетъ при своемъ объособленіи ромбоидальную ямку, составляющую непосредственное продолженіе спинномозговой борозды. Она направлена впередъ однимъ изъ своихъ угловъ, заостряется къ переднему концу; это заостреніе составляетъ первый зачатокъ передняго мозговаго пузыря, который объособляется послѣ замыканія нервной борозды и будетъ описанъ во второй части этой главы.

Задняя часть нервной борозды непосредственно соединяется съ первичною пищеварительною полостью черезъ Русконіево отверстіе. Это замѣчательное соединеніе, открытое Ковалевскимъ у поперечноротыхъ, имъ же съ Овсянниковымъ и Вагнеромъ у стерлядей, потомъ имъ же у многихъ другихъ позвоночныхъ животныхъ и подтвержденное впослѣдствіе многими другими наблюдателями (Бальфуромъ, Гетте, Рауберомъ и проч.), представляетъ въ высшей степени поразительное явленіе. Оно существуетъ у зародышей стерлядей весьма долго; только къ концу развитія связь между пищеварительною полостью и полостью спиннаго мозга нарушается. Мы видѣли, что спинномозговые валики переходятъ взади въ краевой валикъ, окружающій Русконіево отверстіе и желточную пробку, запирающую это отверстіе. По мѣрѣ обрастанія нижней части верхнею, желточная пробка становится все меньше и меньше. Вслѣдствіе

того, что краевой валикъ, окружающій Русконіево отверстіе, непосредственно переходитъ въ спинномозговые валики, въ послѣднихъ стадіяхъ замыканія спинномозговой трубки Русконіево отверстіе получаетъ грушевидную форму, заостренный конецъ его непосредственно переходитъ въ спинномозговую бороздку. При окончательномъ же замыканіи задней части бороздки зародыша, Русконіево отверстіе является въ видѣ продольной щели, лежащей по направленію продольной оси яйца.

Замѣчательно, что замыканіе спинномозговой бороздки въ средней и передней части зародыша а также и образованіе различныхъ органовъ, напр. первичныхъ сегментовъ и проч. не всегда идетъ параллельно съ постепеннымъ исчезаніемъ желточной пробки, какъ это я указалъ уже въ моемъ предварительномъ сообщеніи (¹). Въ нѣкоторыхъ случаяхъ желточная пробка втягивается до образованія первичныхъ сегментовъ, въ другихъ же случаяхъ (напр. фиг. 43) можно наблюдать зародышей совершенно нормально развитыхъ, у которыхъ развиты Вольфовы каналы, обособилось нѣсколько паръ первичныхъ сегментовъ и у которыхъ тѣмъ неменѣе торчитъ изъ Русконіева отверстія довольно значительная масса темныхъ клѣтокъ. Для того, чтобы убѣдиться, что подобное явленіе не есть слѣдствіе апомальнаго развитія, я изолировалъ такія яйца и всегда получалъ изъ нихъ совершенно нормально развитыхъ рыбокъ.

Боковыя части зародышеваго щита претерпѣваютъ уже до замыканія спинномозговой бороздки довольно значительныя измѣненія. Незадолго до замыканія бороздки, по обѣимъ сторонамъ ея появляются двѣ бѣлыхъ полоски, нѣсколько

(¹) См. приложеніе къ протоколу 89 засѣданія Казанскаго Общества естествоиспытателей.

расходящихся къ заднему концу щита (фиг. 42 Wg). Эти полоски составляютъ зачатки первично-почечныхъ (Вольфовыхъ) каналовъ и, что касается наружнаго ихъ вида, были описаны совершенно правильно моими предшественниками. Боковыя части зародышеваго щита раздѣляются зачатками Вольфовыхъ каналовъ на два отдѣла, внутренній находящій между Вольфовыми каналами и мозговой бороздкой и составляющій пластинки первичныхъ сегментовъ и наружный, заключающійся между Вольфовыми каналами и краемъ зародышеваго щита и составляющій боковыя пластинки. Зачатки Вольфовыхъ каналовъ появляются сначала въ средней части зародышеваго щита. Передній конецъ ихъ, который и впослѣдствіи сохраняетъ свое первоначальное отношеніе къ остальнымъ органамъ, лежитъ у границы головнаго расширенія спинномозговой трубки; кзади Вольфовы каналы продолжаются недалеко и на всемъ своемъ протяженіи въ первыхъ стадіяхъ развитія представляютъ прямыя не изогнутыя полоски.

Окончивъ разсмотрѣніе наружныхъ измѣненій зародыша въ періодъ образованія спинномозговой трубки переходимъ теперь къ изученію внутренняго строенія зародыша въ различныхъ стадіяхъ этого періода, начиная съ той стадіи развитія, когда на зародышевомъ щитѣ появляются первые слѣды образованія разсмотрѣнныхъ нами органовъ.

Появленіе нервной бороздки происходитъ, какъ мы видѣли, довольно рано, но еще раньше чѣмъ становится видною снаружи нервная бороздка происходятъ въ зародышевомъ щитѣ измѣненія, имѣющія весьма важное, вліяніе на описанныя наружныя явленія.

Уже въ то время, когда верхній зародышевый листъ обрастаетъ только $^{1}/_{3}$ яйца т. е. вскорѣ послѣ начала образованія первичной пищеварительной полости на спинной

—

того, что краевой ва ѣтнымъ утолщеніе, въ
непосредственно пе й и образующій
послѣднихъ стад
коніево отверст зъ этой
ный конецъ ченіи
мозговую бо
ней части ахъ,
въ видѣ дается внутр
дольно отъ этой средней оси.
а, верхній и средній листъ ста
въ а краю щита оба листа состоятъ только
р довъ клѣтокъ. Это утолщеніе, которое можетъ
звано *осевымъ*, играетъ весьма важную роль въ
льнѣйшихъ процессахъ развитія средней части зародышеваго щита, такъ какъ оно служитъ приготовленіемъ къ образованію первыхъ органовъ появляющихся въ осевой части: нервной системы и chorda dorsalis. Поэтому мы разсмотримъ его подробнѣе.

Изъ того уже, что было сообщено въ предыдущей главѣ, видно, что верхній зародышевый листъ состоитъ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. На всей поверхности яйца, на которой находится верхній листъ, оба эти слоя почти одинаковы. Они состоятъ вездѣ, за исключеніемъ зародышеваго щита, изъ сплющенныхъ клѣтокъ и отличаются другъ отъ друга тѣмъ, что клѣтки верхняго слоя содержатъ большое количество пигмента, котораго въ клѣткахъ нижняго слоя нѣтъ. Въ зародышевомъ щитѣ оба упомянутые слоя представляютъ различное строеніе. Утолщеніе верхняго зародышеваго листа, о которомъ сейчасъ было упомянуто, происходитъ, какъ можно убѣдиться при изслѣдованіи препаратовъ съ помощью сильнаго увеличенія (фиг. 43 A), на счетъ только основнаго слоя (фиг. 43 Ex''). Покровный слой (фиг. 43 Ex') на всемъ протя-

женіи состоитъ только стадіи развитія состояли
ѣ зародышеваго ональныхъ клѣтокъ, со-
по мѣрѣ того, сплющенныхъ клѣтокъ.
чію, онѣ с щеніемъ можно за-
ъ осев клѣтокъ, но клѣт-
о зговаго утолщенія
рковыхъ частей
ный сл концентрирова-
жность верхнему оси зароды-
во всемъ зародышевомъ щ длиняются,
осевой пластинкѣ клѣтки этѣ иваются.
чего тамъ основной слой является в обленн-
мы назовемъ мозговымъ утолщеніемъ (фиг. объ-
Клѣтки основнаго слоя весьма тѣсно при за-
къ другу и вслѣдствіе взаимнаго давленія получа
гональную форму. Направленіе ихъ въ осевомъ утол
въ этой стадіи развитія перпендикулярно къ продольно
оси яйца; въ слѣдующей стадіи, какъ увидимъ далѣе, это положеніе нѣсколько измѣняется. Крайнія клѣтки утолщенія больше центральныхъ; всѣ онѣ оканчиваются внутрь заостренными концами; нижнія клѣтки большею частью треугольной формы, лежатъ основаніями на нижнемъ краю осеваго утолщенія, а верхушками вдаются между заостренными концами верхнихъ клѣтокъ.

И такъ, первыя измѣненія экзодерма состоятъ въ томъ, что покровный слой его сплющивается по направленію отъ края зародышеваго щита къ осевому утолщенію, основной напротивъ утолщается въ томъ же самомъ направленіи. Измѣненія мезодерма совершенно аналогичны съ измѣненіями нижняго слоя экзодерма. Мезодермъ также утолщается по направленію отъ края зародышеваго щита къ осевому

сторонѣ зародыша становится замѣтнымъ утолщеніе, въ которомъ принимаютъ участіе верхній и образующійся средній зародышевые листы.

Наблюдая разрѣзы сдѣланные изъ этой стадіи развитія, можно уже при маленькомъ увеличеніи (фиг. 43) убѣдиться что наиболѣе утолщенная часть зародышеваго щита есть его осевая часть (фиг. 43 Axv). Здѣсь средній зародышевый листъ нѣсколько вдается внутрь пищеварительной полости; начиная отъ этой средней осевой части зародышеваго щита, верхній и средній листъ становятся тоньше и на краю щита оба листа состоятъ только изъ трехъ рядовъ клѣтокъ. Это утолщеніе, которое можетъ быть названо *осевымъ*, играетъ весьма важную роль въ дальнѣйшихъ процессахъ развитія средней части зародышеваго щита, такъ какъ оно служитъ приготовленіемъ къ образованію первыхъ органовъ появляющихся въ осевой части: нервной системы и chorda dorsalis. Поэтому мы разсмотримъ его подробнѣе.

Изъ того уже, что было сообщено въ предыдущей главѣ, видно, что верхній зародышевый листъ состоитъ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. На всей поверхности яйца, на которой находится верхній листъ, оба эти слоя почти одинаковы. Они состоятъ вездѣ, за исключеніемъ зародышеваго щита, изъ сплющенныхъ клѣтокъ и отличаются другъ отъ друга тѣмъ, что клѣтки верхняго слоя содержатъ большое количество пигмента, котораго въ клѣткахъ нижняго слоя нѣтъ. Въ зародышевомъ щитѣ оба упомянутые слоя представляютъ различное строеніе. Утолщеніе верхняго зародышеваго листа, о которомъ сейчасъ было упомянуто, происходитъ, какъ можно убѣдиться при изслѣдованіи препаратовъ съ помощью сильнаго увеличенія (фиг. 43 A), на счетъ только основнаго слоя (фиг. 43 Ex″). Покровный слой (фиг. 43 Ex′) на всемъ про-

женіи состоитъ только изъ одного слоя сплющенныхъ клѣтокъ. Внѣ зародышеваго щита клѣтки покровнаго слоя утолщаются; по мѣрѣ того, какъ этѣ клѣтки подвигаются къ осевому утолщенію, онѣ становятся болѣе и болѣе плоскими, такъ что въ самомъ осевомъ утолщеніи онѣ составляютъ весьма тонкій и только при большомъ увеличеніи ясно различаемый слой.

Основный слой верхняго зародышеваго листа, въ противоположность верхнему весьма сильно утолщается и состоитъ во всемъ зародышевомъ щитѣ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. Въ осевой пластинкѣ клѣтки этѣ становятся больше, вслѣдствіе чего тамъ основной слой является въ формѣ валика, который мы назовемъ мозговымъ утолщеніемъ (фиг. 43 A, Ex'', 44 Mdv). Клѣтки основнаго слоя весьма тѣсно прилегаютъ другъ къ другу и вслѣдствіе взаимнаго давленія получаютъ полигональную форму. Направленіе ихъ въ осевомъ утолщеніи въ этой стадіи развитія перпендикулярно къ продольной оси яйца; въ слѣдующей стадіи, какъ увидимъ далѣе, это положеніе нѣсколько измѣняется. Крайнія клѣтки утолщенія больше центральныхъ; всѣ онѣ оканчиваются внутрь заостренными концами; нижнія клѣтки большею частью треугольной формы, лежатъ основаніями на нижнемъ краю осеваго утолщенія, а верхушками вдаются между заостренными концами верхнихъ клѣтокъ.

И такъ, первыя измѣненія эктодерма состоятъ въ томъ, что покровный слой его сплющивается по направленію отъ края зародышеваго щита къ осевому утолщенію, основной напротивъ утолщается въ томъ же самомъ направленіи. Измѣненія мезодерма совершенно аналогичны съ измѣненіями нижняго слоя эктодерма. Мезодермъ также утолщается по направленію отъ края зародышеваго щита къ осевому

утолщенію и представляетъ [illegible] утолщеніемъ эктодерма вдавшимся внутрь передней [illegible] пищеварительной полости. Эта средняя или осевая часть мезодерма составляетъ зачатокъ chordae dorsalis. Она состоитъ изъ трехъ слоевъ клѣтокъ, въ остальныхъ частяхъ можно различить только два слоя. Какъ нижній край осевой части мезодерма, такъ и верхній выпуклый: послѣдній вдвигается въ описанное утолщеніе эктодерма и образуетъ посрединѣ его углубленіе, раздѣляющее медуллярное утолщеніе на двѣ симметрическія половины. Форма клѣтокъ мезодерма такая какъ и въ эктодермѣ; клѣтки [illegible].

Энтодермъ состоитъ въ [illegible] изъ одного слоя плоскихъ [illegible] клѣтокъ. Спинная пластинка [illegible] развитія остается вообще безъ измѣненія; измѣняется брюшная часть энтодерма и, такъ какъ эти измѣненія находятся въ прямой связи съ исчезаніемъ передней пищеварительной полости, то онѣ будутъ описаны ниже.

Въ слѣдующей стадіи развитія, въ которой снаружи также еще незамѣтно первой борозды, медуллярный щитъ глубже утолщенъ, чѣмъ въ предыдущей. А описанныя въ предыдущей стадіи осевыя утолщенія эктодерма и мезодерма представляютъ [illegible] измѣненія (рис. 44). Въ мезодермѣ происходитъ отдѣленіе chordae dorsalis, составляющей осевую часть мезодерма, отъ боковыхъ частей. Одновременно съ этимъ въ эктодермѣ происходятъ важныя измѣненія, ведущія за собою также обособленіе осевой части отъ боковыхъ.

Описанное въ предыдущей стадіи развитія утолщеніе [illegible] эктодерма въ области медуллярнаго щита (рис. 43 A, Ek [illegible] рис. 44 M) [illegible] становится концентрированнымъ [illegible] части. Боковыя части этого утол-

щенія, которыя въ предъидущей стадіи развитія состояли изъ двухъ слоевъ большихъ полигональныхъ клѣтокъ, состоятъ теперь изъ одного только слоя сплющенныхъ клѣтокъ. На границѣ ихъ съ мозговымъ утолщеніемъ можно замѣтить въ этой стадіи развитія два слоя клѣтокъ, но клѣтки этѣ гораздо меньше, чѣмъ клѣтки мозговаго утолщенія (фиг. 44 А, Ex″). Уменьшеніе толщины боковыхъ частей экзодерма происходитъ вѣроятно вслѣдствіе концентрированія клѣтокъ основнаго слоя экзодерма около оси зародышеваго щита. У самой оси утолщенныя клѣтки удлиняются, по мѣрѣ же удаленія отъ нея постепенно сплющиваются. Это концентрированіе выраженное уже въ видѣ объособленнаго зачатка нервной системы, мозговаго утолщенія, обънсловливается стягиваніемъ клѣтокъ къ продольной оси зародышеваго щита, на которой впослѣдствіи появляется спинная бороздка. Въ такомъ расположеніи клѣтокъ можно весьма легко убѣдиться при изслѣдованіи описываемаго поперечнаго разрѣза при сильномъ увеличеніи.

Мозговое утолщеніе основнаго слоя экзодерма въ этой стадіи развитія (фиг. 44 Mdv) состоитъ, какъ и въ предъидущей, изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. Верхній слой, также какъ и въ предыдущей стадіи развитія, состоитъ изъ бóльшихъ клѣтокъ, чѣмъ нижній; клѣтки его заострены на своемъ концѣ, обращенномъ къ нижнему, и отношеніе верхнихъ клѣтокъ къ нижнимъ остается тоже, какъ и въ предъидущей стадіи развитія, т. е. нижнія клѣтки вдаются своими концами между заостренными концами клѣтокъ верхняго слоя. Весьма важное отличіе представляетъ однако мозговое утолщеніе относительно расположенія клѣтокъ. Въ предыдущей стадіи клѣтки имѣли во всемъ нервномъ утолщеніи направленіе перпендикулярное къ продольной оси яйца или параллельное къ оси поперечнаго разрѣза. Въ настоящей стадіи такое

направленіе сохраняется только клѣтками лежащими по срединѣ утолщенія; по мѣрѣ же удаленія отъ средины къ краю, клѣтки ложатся наклонно и, чѣмъ болѣе онѣ удалены отъ средины, тѣмъ болѣе онѣ уклоняются отъ прежняго своего положенія. Всѣ клѣтки, лежащія по обѣимъ сторонамъ оси зародышеваго щита, расположены теперь къ ней радіально. При этомъ измѣненіи въ расположеніи клѣтокъ конечно измѣняется нѣсколько и форма ихъ. Принимая наклонное положеніе онѣ удлиняются; это удлиненіе выражается какъ въ клѣткахъ верхняго, такъ и нижняго слоя нервнаго утолщенія. Вслѣдствіе этого клѣтки верхняго слоя далѣе заходятъ своими концами въ нижній слой, тоже самое въ обратномъ направленіи совершается клѣтками нижняго слоя. Въ описываемой стадіи развитіи нѣкоторыя верхнія клѣтки доходятъ почти до нижняго края нервнаго утолщенія, а нижнія, до верхняго какъ это видно на прилагаемой фиг. 44 А.

Всѣ описанныя измѣненія относятся къ самому нервному утолщенію, которое образуется изъ нижняго слоя экзодерма. Верхній слой, клѣтки котораго въ предыдущей стадіи развитія сильно сплющиваются въ области нервнаго утолщенія, въ описываемую стадію развитія также представляютъ интересныя измѣненія. Онѣ сливаются съ лежащими подъ ними клѣтками нервнаго утолщенія и этимъ собственно оканчивается роль ихъ въ образованіи нервной системы; въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія этихъ клѣтокъ уже не видно.

Мезодермъ представляетъ въ описываемую стадію весьма важныя измѣненія. Онъ раздѣляется на центральную часть и двѣ боковыя. Центральная часть лежащая какъ разъ подъ нервнымъ утолщеніемъ экзодерма, составляетъ chorda dorsalis; боковыя части (фиг. 44 Stm) тѣсно прилегаютъ къ chorda dorsalis своими внутренними краями, и

составляютъ зачатки различныхъ органовъ, берущихъ у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ свое начало изъ мезодерма. По отношенію къ предыдущей стадія развитія (фиг. 43 и 43 A), теперешнее дифференцированіе мезодерма составляетъ непосредственное продолженіе ея. *Chorda dorsalis образуется изъ осеваго утолщенія мезодерма*, которое мы обозначили еще въ предыдущей стадіи какъ зачатокъ этого органа. Боковыя части мезодерма прилегаютъ своими внутренними широкими краями непосредственно къ chorda dorsalis; между ними и послѣдней существуетъ однако ясная граница въ видѣ прямой линіи. Вслѣдствіе давленія боковыхъ частей, chorda dorsalis не представляетъ теперь въ поперечномъ разрѣзѣ форму круга, какъ въ послѣдующихъ стадіяхъ развитія, а форму четыреугольника съ выпуклыми верхнею и нижнею сторонами.

Что касается клѣтокъ chorda dorsalis и боковыхъ частей мезодерма, то форма ихъ мало измѣняется сравнительно съ предыдущей стадіей развитія, расположеніе же ихъ, особенно въ chorda dorsalis, представляетъ интересныя особенности указывающія на то, что и въ мезодермѣ, и именно въ осевой части его, происходитъ концентрированіе клѣтокъ, которое вѣроятно и ведетъ къ обособленію хорды. Въ поперечномъ разрѣзѣ хорды можно различить нѣсколько центральныхъ клѣтокъ, которыя окружены периферическими. Центральныя клѣтки пятиугольны и составляютъ зерно вокругъ котораго располагаются периферическія. Послѣднія, также многоугольныя, заострены на своемъ внутреннемъ концѣ, обращенномъ къ центральнымъ клѣткамъ и расположены относительно ихъ въ видѣ радіусовъ. На основаніи такого расположенія клѣтокъ можно съ большимъ вѣроятіемъ предположить, что дифферен-

цированіе хорды изъ осеваго утолщенія мезодерма, такж
какъ и дифференцированіе нервнаго утолщенія происходитъ
вслѣдствіе концентрированія клѣтокъ около оси, котора
лежитъ на средней линіи осеваго утолщенія. Коль скор
такое расположеніе въ зачаткѣ хорды совершилось, то
вслѣдствіе уже особаго, концентрическаго расположенія
клѣтокъ въ зачаткѣ хорды, этотъ зачатокъ объособляетс
отъ боковыхъ частей въ формѣ хорды.

Относительно боковыхъ частей мезодерма можно ука-
зать только на утолщеніе ихъ, которымъ обусловливаетс
вообще утолщеніе всего зародышеваго щита. Въ гистологи-
ческомъ строеніи ихъ въ этой стадіи развитія незамѣтн
никакой перемѣны. Тоже самое можно сказать и относи-
тельно энтодерма, который представляетъ сравнительно съ
предыдущей стадіей отличіе только въ томъ отношеніи, что
клѣтки его становятся больше.

Наиболѣе важное явленіе, замѣчаемое въ слѣдующей
стадіи развитія (фиг. 45) состоитъ въ образованіи спинной
бороздки (фиг. 45 Rf), которая является какъ разъ по сре-
динѣ нервнаго утолщенія и представляетъ неглубокій желе-
бокъ отличающійся отъ остальной поверхности яйца силь-
ной пигментировкой. Отношеніе спинной бороздки къ клѣт-
камъ нервнаго утолщенія, равно какъ и самое расположе-
ніе этихъ клѣтокъ ясно указываютъ на то, что настоящая
стадія развитія нервной системы есть только продолженіе
предыдущихъ измѣненій т. е. концентрированія клѣтокъ
нервнаго утолщенія. Нервное утолщеніе состоитъ теперь
всего только изъ одного ряда клѣтокъ, которыя расположе-
ны вѣерообразно относительно оси зародышеваго щита, или
нервной бороздки. Среднія клѣтки нервнаго утолщенія идутъ
прямо по направленію оси, боковыя же уклоняются отъ этого

направленія въ стороны. Однимъ словомъ въ этой стадіи развитія мы видимъ тоже самое расположеніе клѣтокъ, какъ и въ предыдущей, съ тѣмъ только различіемъ, что вмѣсто прежнихъ двухъ слоевъ нервнаго утолщенія, теперь существуетъ только одинъ слой удлиненныхъ и заостряющихъ по направленію къ спинной бороздкѣ клѣтокъ. Переходъ дву-слойнаго нервнаго зачатка въ однослойный, какъ мы его встрѣчаемъ въ описываемой стадіи, можетъ быть легко объясненъ явленіями описанными въ предыдущей стадіи. Мы видѣли, что въ послѣдней, клѣтки нервнаго утолщенія удлиняются и нѣкоторыя изъ верхнихъ клѣтокъ достигаютъ нижняго края, и на оборотъ нижнія достигаютъ верхняго края нервнаго утолщенія. Вслѣдствіе этого уже въ то время въ нѣкоторыхъ мѣстахъ упомянутое утолщеніе состояло изъ одного только слоя клѣтокъ; въ описываемой теперь стадіи, вслѣдствіе дальнѣйшаго удлиненія клѣтокъ, и вѣроятно вслѣдствіе продольнаго ихъ дѣленія, такое расположеніе клѣтокъ распространяется на весь зачатокъ нервной системы, который и состоитъ теперь изъ одного только слоя клѣтокъ.

Въ нервномъ зачаткѣ, послѣ появленія нервной бороздки, можно различить двѣ части: среднюю, на которой находится бороздка, и боковыя части, отличающіяся отъ средней тѣмъ, что онѣ прикрыты верхнимъ слоемъ экзодерма. Въ средней части, т. е. на днѣ бороздки, теперь совсѣмъ нѣтъ покровнаго слоя экзодерма; въ замѣнъ этого, периферическія части клѣтокъ, составляющія дно бороздки, сильно пигментированы. Этотъ пигментъ происходитъ изъ верхнихъ клѣтокъ экзодерма, которыя, какъ мы видѣли прежде, сливаются съ клѣтками нервнаго утолщенія.

Образованіе нервной бороздки находится въ зависимости отъ всѣхъ описанныхъ нами въ предыдущихъ стадіяхъ

измѣненій въ осевой части зародышеваго щита, т. е. бо[...]шаго роста боковыхъ клѣтокъ, сравнительно съ сред[...] Вслѣдствіе этихъ измѣненій, средпія клѣтки нервнаго ут[...]щенія будутъ гораздо короче крайнихъ, слѣдовательно средняя часть утолщенія будетъ тоньше боковыхъ част[...] Такъ какъ нижній край нервнаго утолщенія прилегаетъ къ хордѣ, болѣе или менѣе ровный т. е. не вдавливае[...] хордою на столько, чтобы среднія клѣтки нервнаго утолщ[...]нія могли бы своими наружными концами достигать ур[...]ня боковыхъ клѣтокъ, то разница въ ихъ величинѣ срав[...]тельно съ клѣтками боковыхъ частей несомнѣнно долж[...] повлечь за собою углубленіе средней части нервнаго ут[...]щенія, которое и выражается нервной бороздкой. Кр[...] этой причины для образованія спинной бороздки, образо[...]нію ея способствуетъ еще сліяніе клѣтокъ верхняго сл[...] экзодерма, находившихся какъ разъ въ томъ мѣстѣ, г[...] послѣ появляется спинная бороздка. Въ пользу этого п[...]лѣдняго обстоятельства говоритъ 1, то что глубина борозд[...] совершенно соотвѣтствуетъ толщинѣ покровнаго слоя экзод[...]ма и 2, то что отъ клѣтокъ покровнаго слоя, лежавшихъ [...] предыдущихъ стадіяхъ въ томъ мѣстѣ гдѣ теперь находит[...] бороздка, осталось только небольшое количество пигмен[...] скопляющееся на днѣ бороздки, самыя же клѣтки исчез[...]

Дальнѣйшее развитіе нервнаго зачатка состоитъ [...] ростѣ боковыхъ частей, которыя соотвѣтствуютъ так[...] называемымъ медуллярнымъ пластинкамъ другихъ позв[...]ночныхъ животныхъ. У другихъ позвоночныхъ эти пла[...]стинки возвышаются, сначала расходятся въ стороны и [...]тѣмъ, загибаясь своими концами другъ къ другу сраста[...]ются и образуютъ, какъ извѣстно изъ описанія еще ст[...]рыхъ эмбріологовъ, нервную трубку. У стерлядей мед[...]лярныя пластинки также загибаются другъ къ другу, н[...]

онѣ не приподнимаются, и вслѣдствіе этого нервная бороздка у стерлядей не дѣлается глубже, какъ у многихъ другихъ позвоночныхъ, и становится только шире. Подобный же способъ роста медуллярныхъ пластинокъ и замыканія нервной трубки совершается у другихъ животныхъ, а притомъ, у животныхъ близко стоящихъ въ системѣ встрѣчается безразлично и тотъ и другой способъ замыканія нервной бороздки (напр. у амфибій). Въ сущности различіе между обоими этими способами заключается только въ формѣ, а не въ сущности самаго процесса и ведетъ за собою только различную первоначальную глубину нервной бороздки.

Фиг. 46 представляетъ поперечный разрѣзъ спинной части зародышеваго щита въ періодъ близкій къ замыканію нервной бороздки. Боковыя части нервнаго зачатка, медуллярные пластинки, загибаются, какъ видно на рисункѣ, другъ къ другу, такъ что между концами ихъ осталось еще незначительная только часть не замкнутой спинной бороздки. Между загнувшимися частями и среднею частью нервнаго зачатка можно замѣтить весьма узкую полость въ видѣ щели, которая составляетъ зачатокъ будущей полости спинномозговой трубки. Что касается расположенія клѣтокъ въ зачаткѣ мозговой трубки, то оно носитъ прежній характеръ: клѣтки идутъ въ радіальномъ направленіи, достигаютъ наибольшей величины съ боковыхъ частяхъ зачатка, гдѣ онѣ и лежатъ нѣсколько наклонно относительно продольной оси нервной бороздки, тогда какъ средняя часть зачатка состоитъ изъ меньшихъ и расположенныхъ болѣе или менѣе перпендикулярно клѣтокъ.

Слѣдующая стадія развитія представляетъ уже бороздку замкнутую въ трубку. Такъ какъ процессъ замыканія

бороздки и образованіе мозговой трубки у стерлядей не представляетъ никакихъ особенностей сравнительно съ остальными позвоночными, у которыхъ этотъ процессъ былъ многократно описанъ, то я считаю лишнимъ останавливаться на описаніи деталей самаго замыканія. Я замѣчу только, что при замыканіи сходятся и срастаются какъ края самаго зачатка, состоящіе изъ основнаго слоя эктодерма, такъ и части покровнаго слоя его. На прилагаемой фиг. 47 весьма ясно можно различить то мѣсто, гдѣ произошло срастаніе обѣихъ медуллярныхъ пластинокъ. Въ этомъ мѣстѣ двѣ клѣтки верхняго слоя эктодерма нѣсколько больше остальныхъ клѣтокъ этого слоя и расположены такимъ образомъ, что между ними вклиниваются треугольные четыре клѣтки, запирающія входъ въ спинномозговую трубку сверху; двѣ изъ этихъ клѣтокъ идутъ параллельно оси разрѣза, двѣ другія лежатъ сбоковъ первыхъ. Остальныя клѣтки, образующія спинномозговую трубку, располагаются въ одинъ слой радіально вокругъ полости этой трубки. Расположеніе и форма этихъ спинномозговыхъ клѣтокъ вполнѣ соотвѣтствуетъ расположенію и формѣ клѣтокъ нервнаго зачатка во время появленія спинномозговой бороздки. Это такъ ясно изъ сравненія фиг. 45 и 47, что не требуетъ дальнѣйшихъ поясненій.

Во время послѣднихъ двухъ стадій развитія спинномозговой трубки происходятъ весьма важныя измѣненія въ области мезодерма, которыя заключаются въ дальнѣйшемъ дифференцированіи этого зародышеваго листа и образованіи изъ него пластинокъ первичныхъ сегментовъ, боковыхъ пластинокъ и Вольфовыхъ каналовъ. Снаружи эти измѣненія выражаются появленіемъ зачатковъ Вольфовыхъ каналовъ (фиг. 42 Wg), которые и раздѣляютъ боковыя части зародыше-

ваго щита на боковыя пластинки и пластинки первичныхъ сегментовъ. Это образованіе Вольфовыхъ каналовъ становится замѣтнымъ въ первый разъ въ той стадіи развитія, когда уже медуллярныя пластинки загибаются для образованія мозговой трубки (фиг. 46). На извѣстномъ разстояніи отъ края нервнаго зачатка въ массѣ мезодерма можно замѣтить съ каждой стороны по группѣ клѣтокъ, которыя отдѣляются отъ остальной части мезодерма узкимъ промежуткомъ. Въ описываемой стадіи развитія эти группы клѣтокъ имѣютъ четыреугольную форму и основаніемъ своимъ соединяются съ остальными клѣтками мезодерма (фиг. 46 Wg); подъ каждымъ зататкомъ Вольфова канала находится не болѣе одного ряда клѣтокъ, который составляетъ связь между обѣими частями мезодерма, отдѣляемыми другъ отъ друга съ появленіемъ Вольфовыхъ каналовъ: пластинками первичныхъ сегментовъ (фиг. 46 Sgp) и боковыми пластинками (фиг. 46 Sp). Пластинки первичныхъ сегментовъ гораздо толще боковыхъ пластинокъ, что ясно уже изъ того, что онѣ находятся въ средней утолщенной части зародышеваго щита. Форму ихъ описать трудно; она видна изъ прилагаемаго рисунка. Что же касается гистологическаго строенія, то до замыканія мозговой трубки вообще въ массѣ мезодерма не происходитъ никакихъ важныхъ гистологическихъ измѣненій. Пластинки первичныхъ позвонковъ, какъ и боковыя пластинки состоятъ изъ многоугольныхъ клѣтокъ, которыя въ боковыхъ пластинкахъ располагаются сначала въ три и потомъ въ два слоя, въ пластинкахъ первичныхъ сегментовъ въ много слоевъ.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 47) вся масса мезодерма значительно утолщается; вмѣстѣ съ этимъ измѣняется также форма зачатковъ Вольфовыхъ каналовъ. Эти

зачатки прижимаются къ верхнему зародышевому листу и имѣютъ въ настоящей стадіи въ разрѣзѣ, форму овальныхъ тѣлъ, состоящихъ изъ небольшаго количества клѣтокъ. Разница которую они представляютъ сравнительно съ предъидущей стадіей развитія весьма значительна; она выражается, помимо формы, еще главнымъ образомъ тѣмъ, что въ описываемую теперь стадію (фиг. 47) зачатки Вольфовыхъ каналовъ отдѣляются и снизу отъ мезодерма, слѣдовательно являются въ видѣ совершенно отдѣленныхъ отъ остальныхъ частей *плотныхъ* тѣлъ.

Ковалевскій, *Овсянниковъ* и *Вагнеръ*, описывая образованія Вольфовыхъ, или первичнопочечныхъ, каналовъ, принимаютъ, что послѣдніе образуются изъ кожноволокнистой пластинки мезодерма. Они говорятъ: „кожноволокнистая пластинка образуетъ въ области первичныхъ позвонковъ бороздку, которая замыкается и превращается въ первичнопочечный каналъ такимъ же способомъ, какой былъ наблюдаемъ Розенкранцомъ (Розенбергомъ?) у рыбъ и Гетте у амфибій“ (loc. cit. стр. 178). Я не могу согласитьтя съ этимъ мнѣніемъ моихъ уважаемыхъ предшественниковъ во 1-хъ на основаніи собственныхъ наблюденій, которыя не подтверждаютъ такой способъ развитія Вольфовыхъ каналовъ, а во вторыхъ главнымъ образомъ потому, что зачатки Вольфовыхъ каналовъ становятся видимыми снаружи тогда, когда не существуетъ еще и слѣда полости тѣла. Они появляются до замыканія нервной бороздки (фиг. 42); наблюдая же зародышей въ различныя стадіи развитія послѣ замыканія бороздки можно весьма легко подмѣтить уже снаружи моментъ когда въ зачаткахъ Вольфовыхъ каналовъ образуется полость.

Изложенные въ этой главѣ факты касаются фундаментальныхъ эмбріологическихъ явленій, а именно первоначальнаго процесса дифференцированія зародышевыхъ листовъ и образованія первыхъ органовъ зародышеваго тѣла. Поэтому я считаю необходимымъ, для болѣе полной оцѣнки этихъ важныхъ явленій, сравнить ихъ съ аналогическими явленіями, происходящими при развитіи другихъ позвоночныхъ животныхъ, тѣмъ болѣе, что вопросъ о зачаткахъ первыхъ органовъ и объ отношеніи ихъ къ Русконіевому отверстію или первичному рту (бластопору), какъ его называютъ нѣкоторые эмбріологи, въ послѣднее время весьма часто подвергался обсужденію со стороны многихъ ученыхъ.

Одно изъ болѣе важныхъ эмбріональныхъ явленій, совершающихся въ раннiй періодъ развитія позвоночныхъ животныхъ есть *образованіе перваго зачатка зародышеваго тѣла*, которое выражается въ извѣстныхъ измѣненіяхъ зародышевыхъ листовъ и проявляется снаружи въ формѣ зародышеваго щита. На основаніи всѣхъ послѣднихъ изслѣдованій, касающихся этого періода развитія у различныхъ позвоночныхъ животныхъ оказывается, что первый зачатокъ тѣла зародыша у всѣхъ позвоночныхъ имѣетъ опредѣленное положеніе относительно края обрастающей эмбріональной части яйца т. е. зародышеваго кружка (у птицъ), верхней мелкоклѣтчатой части амфибій и проч. Этотъ край является утолщеннымъ и извѣстенъ подъ именемъ краеваго валика. У амфибій, стерлядей и другихъ животныхъ съ полной сегментаціей и такъ наз. голобластическими яйцами онъ составляетъ край Русконіева отверстія, ведущаго въ первичную пищеварительную полость. Изъ послѣднихъ изслѣдованій *Ковалевскаго* и *Бальфора*, относительно поперечноротыхъ), *Раубера* (относит. птицъ) *Гиса* (относит. костист. рыбъ) оказывается, что и у этихъ

животныхъ, имѣющихъ меробластическія яйца и поэтому нѣсколько отличающихся въ своемъ развитіи отъ амфибій и рыбъ, краевой валикъ загибается внутрь и этотъ загибъ (эмбріональный край) соотвѣтствуетъ Русконіеву отверстію; слѣдовательно положеніе зародышеваго кружка относительно питательнаго желтка у этихъ животныхъ вполнѣ соотвѣтствуетъ тому, которое занимаетъ мелкоклѣтчатая верхняя часть стерлядей и амфибій относительно крупнозернистой нижней части или энтодерма. У птицъ, костистыхъ и поперечноротыхъ рыбъ зачатокъ зародышеваго тѣла является на краю зародышеваго кружка и относится къ Русконіеву отверстію или первичному рту ихъ, какъ *Гауберъ* называетъ это отверстіе, также какъ и у амфибій и стерлядей. Хотя относительно существованія первичнаго рта у млекопитающихъ животныхъ и не имѣется положительныхъ фактовъ но, судя по аналогичному строенію ихъ зачатка съ зачаткомъ птицъ и другихъ позвоночныхъ животныхъ, можно съ большою достовѣрностью предположить, что и здѣсь существуетъ образованіе аналогичное краевому загибу зародышеваго кружка птицъ а слѣдов. аналогичное первичному рту высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Всѣ наблюденія послѣдняго времени приводятъ къ тому, что первый зачатокъ зародышеваго тѣла позвоночныхъ образуется на краю зародышеваго кружка, непосредственно надъ Русконіевымъ отверстіемъ.

Первыя видимыя снаружи измѣненія въ этомъ зачаткѣ состоятъ въ утолщеніи его осевой части извѣстномъ подъ именемъ первичной полоски и въ образованіи по срединѣ этой полоски борозды. У птицъ и млекопитающихъ эта полоска гораздо яснѣе снаружи, чѣмъ у остальныхъ позвоночныхъ животныхъ; отчасти можно себѣ объяснить, почему и это образованіе было обращено больше вниманія именно у

этихъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ и весьма мало у низшихъ. Бороздка, появляющаяся по срединѣ первичной полоски, носитъ названіе первичной бороздки у зародышей птицъ и млекопитающихъ; здѣсь она является какъ временное, скоро исчезающее образованіе, уступающее мѣсто нервной бороздкѣ. У низшихъ позвоночныхъ,—какъ это мы видѣли напр. у стерлядей, — эта бороздка сразу является какъ нервная бороздка. Прежде чѣмъ мы перейдемъ къ разсмотрѣнію отношеній этой бороздки къ заднему концу зародышеваго кружка или къ первичному рту, необходимо разсмотрѣть отношеніе первичной бороздки къ нервной у птицъ, а слѣдовательно и отношеніе ея къ нервной бороздкѣ другихъ позвоночныхъ животныхъ.

Первичная бороздка у птицъ, образуется какъ извѣстно, на особомъ осевомъ утолщеніи зародышеваго кружка, которое называется первичною полоскою. Она появляется сначала на передней части и затѣмъ, въ видѣ очень тонкаго желобка растетъ назадъ. Черезъ нѣсколько времени послѣ ея появленія, впереди ея образуется другая бороздка, которая ограничена болѣе высокими валиками и представляетъ нервную бороздку. Роль и значеніе первичной бороздки у птицъ чрезвычайно загадочна. Эта бороздка появляется рано, рано же и исчезаетъ и не принимаетъ никакого дѣятельнаго участія въ образованіи зародыша; поэтому *Бальфоръ* и *Фостеръ* считаютъ ее за остатокъ какого нибудь унаслѣдованнаго органа. Прежніе эмбріологи полагали, что первичная бороздка непосредственно переходитъ въ нервную трубку. Въ настоящее время большинство эмбріологовъ принимаютъ, что обѣ этѣ бороздки суть различныя образованія. *Бальфоръ* и *Фостеръ* (¹) въ своемъ

(¹) Grundzüge der Entwickel. der Thiere стр. 47.

вичная полоса являлась бы результатомъ оседаго утолщенія экзодерма, ведущаго къ образованію мезодерма. Этого соединенія однако нѣтъ. Остальные арументы, приводимые эмбріологами въ пользу генетической независимости первичной и спинной бороздки другъ отъ друга гораздо менѣе убѣдительны, чѣмъ сліяніе мезодерма съ экзодермомъ. Что подъ первичною бороздкою не образуется chord'ы изъ мезодерма, а подъ нервною образуется—это можетъ быть гораздо естественнѣе объяснено тѣмъ, что диференцированіе хорды изъ мезодерма происходитъ только тогда, когда первичная бороздка углубилась и перешла въ нервную бороздку. Утонченіе дна нервной бороздки сравнительно съ боками ея не можетъ быть разсматриваемо какъ признакъ противуположный нервной бороздкѣ на томъ основаніи, что это вполнѣ зависитъ отъ глубины бороздки независимо отъ ея значенія какъ въ этомъ легко можно убѣдиться изъ сравненія поперечныхъ разрѣзовъ, нарисованныхъ у Гëтте. (Гетте Archiv. f. microsc. Anatomie Bd. X. Taf. XI Рnv 18). У стерлядей, еще до образованія бороздки различіе между толщиною средней части и боковыхъ частей нервнаго зачатка до такой степени незначительно, что можно безъ большой ошибки сказать, что нервный зачатокъ наиболѣе сильно утолщенъ по срединѣ и съуживается къ краямъ, слѣдовательно вполнѣ похожъ на утолщеніе экзодерма, лежащее у птицъ подъ первичною бороздкою. Когда бороздка становится шире, то все яснѣе и яснѣе выступаетъ различіе между средней частью и боковыми. Однако бороздку, которая выступаетъ на зародышевомъ щитѣ у стерлядей нельзя иначе разсматривать какъ нервную борозду, такъ какъ, при появленіи ея, подъ нервномъ зачаткомъ лежитъ уже объ особившаяся хорда.

Изъ всего сказаннаго слѣдуетъ, что мы едва ли вправѣ разсматривать первичную бороздку какъ нѣчто особенное отъ

нервной бороздки и придавать ей значеніе остатка какого нибудь унаслѣдованнаго органа, тѣмъ болѣе что у низшихъ формъ позвоночныхъ животныхъ, которыя несомнѣнно появились ранѣе птицъ, мы не встрѣчаемъ ничего подобнаго первичной бороздки. Мы должны скорѣе разсматривать ее какъ первое начало нервной бороздки, которая образуется черезъ расширеніе такъ наз. первичной бороздки. Происходитъ ли это расширеніе вправо, такъ что первичная бороздка будетъ находится влѣво, какъ это полагаетъ Гетте ([1]) и подтверждаетъ отчасти Келликеръ ([2]), или же это расширеніе направ лено какъ разъ по срединѣ,—это составляетъ второстепенное обстоятельство; тѣмъ болѣе, что судя по рисункамъ, даннымъ Келликеромъ, боковое положеніе первичной бороздки относительно ея расширенія, или первичной бороздки, не можетъ считаться абсолютно постояннымъ (см. фиг. 52—55 Kölliker Entwick. стр. 124 и 125).

Отношеніе нервной бороздки (или первичной у птицъ) *къ первичному рту* (Рускопіевому отверстію) является въ высшей степени важнымъ въ виду того, что какъ извѣстно у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ спинномозговой каналъ, происходящій изъ нервной бороздки, въ извѣстный періодъ развитія сообщается, именно черезъ Рускопіево отверстіе, съ пищеварительною полостью. Хотя объ этомъ соединеніи нервной и пищеварительной трубокъ еще будетъ рѣчь впереди, но я считаю необходимымъ сказать здѣсь нѣсколько словъ по поводу этого отношенія первичнаго рта къ нервной бороздкѣ и краеваго валика къ медуллярнымъ пластинкамъ. У стерлядей нервная бороздка весьма рано приходитъ въ соединеніе съ первичнымъ ртомъ и, какъ сказа-

([1]) Arch. f. micr. Anat. Bd. X.

([2]) Entwick. des Menschen etc. стр. 129.

но выше, медуллярныя пластинки снаружи являются какъ бы продолженіемъ краеваго валика. Тоже самое отношеніе нервной бороздки къ первичному рту является и у Elasmobranchia, какъ это видно изъ изслѣдованій Ковалевскаго, Бальфура и др. (1) *Рауберъ* (2) съ полнымъ правомъ придаетъ особенное значеніе околоротовому положенію эмбріональнаго зачатка. Это положеніе свойственно всѣмъ позвоночнымъ животнымъ и имѣетъ, уже въ силу своей общности, важное морфологическое значеніе. *Рауберъ* называетъ такой способъ образованія зародыша: у края первичнаго рта, очень удачно, *стоматогеннымъ*.

Такое же стоматогенное происхожденіе имѣетъ зачатокъ членистыхъ червей и асцидій, какъ это видно изъ извѣстныхъ изслѣдованій Ковалевскаго (3); по всей вѣроятности оно обще для многихъ, если не для всѣхъ артроподъ. Соотвѣтствіе въ первыхъ стадіяхъ развитія членистыхъ червей и позвоночныхъ животныхъ представляетъ новый и въ высшей степени важный аргументъ въ пользу высказаннаго многими эмбріологами генетическаго сродства этихъ животныхъ группъ. Важнымъ онъ является потому что касается первыхъ стадій развитія т. е. именно тѣхъ моментовъ, которые наиболѣе важны для заключеній о генетическомъ сродствѣ различныхъ животныхъ группъ между собою. „У дождеваго червяка, также какъ и у амфибій медуллярныя пластинки окружаютъ первичный ротъ (бластопоръ или Русконіево отверстіе) спереди

(1) Ср. *Balfour* On the develepement of Elasmobr. въ Journ. of. Anat. aud Physiol. Vol. X April Taf. XXIV Fig B. do E.

(2) Primitivrinne und Urmund (Morph. Jahrbuch Bd. II.

(3) См. Kowalewsky Weitere Studien ubev die Entwick. des Amphioxus lanceolatus etc. (въ Arch. für micr Anatomie Bd 13 стр. 194—203, гдѣ стадіи развитія червей и позвоночныхъ сопоставлены для сравненія.

и сзади и въ этомъ отношеніи положеніе медуллярныхъ пластинокъ относительно бластопора у дождеваго червя и амфибій совершенно одинаково“ (Kowalewsky Arch für microscop. Anatomie Bd. XIII стр. 198). Что касается первыхъ стадій развитія нервной системы у червей и позвоночныхъ, то онѣ представляютъ также много общаго у этихъ двухъ типовъ животныхъ. *Ковалевскій* указалъ уже на аналогію между медуллярными пластинками червей и амфибій (стр. 198 loc. cit); какъ у тѣхъ, такъ и у другихъ, нервная система образуется сначала въ видѣ одинарнаго осеваго утолщенія верхняго зародышеваго листа, и только впослѣдствіе это утолщеніе раздѣляется на двѣ симметричныя половины, служащія каждая зачаткомъ одной половины спиннаго (у позвоночныхъ), или брюшнаго (у червей) мозга. Образованіе такого одинарнаго зачатка у червей лучше всего видно изъ изслѣдованій Ковалевскаго надъ Euaxes; у дождеваго червя вѣроятно эта стадія развитія не была наблюдаема Ковалевскимъ. У Euaxes утолщеніе верхняго листа, служащее зачаткомъ брюшной цѣпочки, появляется какъ разъ по оси зачатка (Ковалевскій Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Würmer und Artropoden въ Memoires de l'Acad. de St. Petersb. T. XIV Фиг. 33 Таб. V). Совершенно такимъ же образомъ, т. е. въ видѣ одинарнаго осеваго утолщенія, происходитъ зачатокъ нервной системы у стерлядей (какъ это видно изъ сообщенныхъ выше фактовъ) и у амфибій (Götte Entw. der Unke стр. 157). Одинарное утолщеніе въ томъ и другомъ случаѣ раздѣляется на двѣ части, или два утолщенія, и это раздѣленіе совершается или вслѣдствіе давленія подлежащихъ частей мезодерма (главнымъ образомъ хорды позвоночныхъ животныхъ) или вслѣдствіе того, что боковые части одинарнаго нервна-

го зачатка утолщаются по направленію къ поверхности (у Euaxes, Lumbricus и проч).

Образованіе *chorda dorsalis* у позвоночныхъ животныхъ составляетъ предметъ далеко еще не выясненный. Вопросъ относительно происхожденія хорды особенно часто былъ изслѣдованъ въ послѣднее время. Результаты этихъ изслѣдованій показываютъ, что развитіе этого органа представляетъ весьма значительныя и важныя измѣненія у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Большинство эмбріологовъ до настоящаго времени принимаютъ мезодермальное происхожденіе хорды: *Гётте* (Bombinator и друг. позвоночныя), *Бальфуръ* (птицы) *Келликеръ* (птицы и млекопитающія), *Вальдейеръ* (птицы), т. е. такое же какъ было описано выше у стерляди. *Бальфуръ* первый показалъ, что хорда у попечноротныхъ рыбъ развивается изъ нижняго зародышеваго листа ([1]) Вскорѣ за тѣмъ подобное же происхожденіе хорды было показано *Гензеномъ* ([2]) у млекопитающихъ. Позднѣйшія наблюденія какъ надъ поперечноротыми рыбами (*А. Шульцъ*) такъ и надъ млекопитающими (*Келликеръ*) не потвердили этихъ изслѣдованій. *А. Шульцъ* пришелъ къ тому заключенію, что хорда образуется черезъ срастаніе верхняго и нижняго листовъ, *Келликеръ* показалъ, что хорда у млекопитающихъ образуется изъ мезодерма; онъ убѣдился въ этомъ однако послѣ долгихъ изслѣдованій и въ началѣ самъ склоненъ былъ принять энтодермальное происхожде-

---

([1]) *Balfour* A preliminary Account of the develop. of. the Elasmobranch Fisches. Quart. Journ. of mic. Sc. 1874 October стр. 339—140.

([2]) *Hensen* Beobachtungen über die Entw. des Kaninchens etc: Zeitschr. für Anatomie u Entw. Bd. I стр. 366.

([3]) *A. Schulz* Beiträge zur Entwick. der Knorpelfische M. Schulze Archiv Bd Xd стр. 174.

([4]) *Kölliker* Entwickelungsgeschichte etc стр. 267—278.

ніе хорды. Кромѣ этихъ двухъ взглядовъ относительное происхожденія хорды т. е. мезодермальнаго съ одной стороны и энтодермальнаго съ другой, существуютъ еще мнѣнія о происхожденіи хорды изъ экзодерма. Такое образованіе хорды было описано *Мигалковичемъ* [1] (у птицъ) и *Радванеромъ* [2] (у костистыхъ рыбъ).

Изъ всѣхъ приведенныхъ здѣсь взглядовъ относительно происхожденія хорды видно, что вопросъ этотъ во всякомъ случаѣ требуетъ болѣе подробнаго и болѣе обширнаго изслѣдованія. Трудно допустить, чтобы образованіе этого органа было подвержено такимъ важнымъ измѣненіамъ у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Разница въ мнѣніяхъ едва-ли можетъ выражать дѣйствительною существующую разницу въ образованіи хорды. Очень можетъ быть, какъ это и видно изъ изслѣдованій *Келликера*, что правильное рѣшеніе вопроса зависитъ въ этомъ случаѣ отъ большей обстоятельности изслѣдованія. Въ послѣднее время *Кальберла* [3] старается помирить оба взгляда на происхожденіе хорды. Онъ полагаетъ что хорда образуется еще въ то время когда не произошло отдѣленіе мезодерма отъ энтодерма. Общій зачатокъ мезодерма и энтодерма онъ называетъ первичнымъ энтодермомъ и полагаетъ, что объособленіе мезодерма совершается по обѣимъ сторонамъ осевой части зародыша. Осевая часть первичнаго энтодерма и составляетъ зачатокъ хорды; она также какъ и боковыя части впослѣдствіе отдѣляется отъ первичнаго энтодерма и составля-

---

(1) *Mihalkovics* Wirbelsaite und Hirnanhang Arch. f. micr. Anatom. Bd XI.

(2) *Radwaner* Wiener Sitzungsberichte 1876 April стр. 1.

(3) *Calberla* Zur Entwick. des Medullarrohres und der Chorda dorsalis Morph. Jahrbuch Bd II стр. 257—265.

тъ хорду. По мнѣнію *Кальберла* хорда не образуется слѣ;овательно ни изъ мезодерма, ни изъ энтодерма, а изъ :лоя заключающаго въ себѣ еще не обособившіеся элеенты этихъ двухъ листовъ (loc cit стр. 259). Принципъ іроводимый *Кальберла* вѣренъ въ томъ отношеніи, что мы южемъ смотрѣть на энтодермальное происхожденіе хорды ;акъ на продолженіе процесса обособленія мезодерма отъ іервичнаго энтодерма (т. е. энтодерма + мезодермъ). У попеэечноротыхъ рыбъ, по изслѣдованіямъ *Бальфура* (1), мезоцермъ отдѣляется въ видѣ двухъ массъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ осевой линіи. Въ осевой же линіи энтодермъ непосредственно прилегаетъ къ эктодерму. Впослѣд:твіе начинается размноженіе клѣтокъ энтодерма въ осевой іасти и обособленіе осевой части въ видѣ хорды. Такъ ;акъ обособленіе боковыхъ массъ и осевой части мезодерма хорды) отъ энтодерма у поперечноротыхъ рыбъ сходно, то іринимая вообще энтодермальное происхожденіе мезодерма, іы можемъ разсматривать такое образованіе хорды у попереч- юротыхъ рыбъ, по отношенію его къ образованію у птицъ, какъ іапоздалое отдѣленіе мезодерма въ осевой части. Что же ;асается до образованія хорды у лягушекъ, то какъ опи:аніе *Кальберла*, такъ и рисунки его не согласны съ іногочисленными наблюденіями, существующими относиельно этого органа. По *Гётте* (2), еще за долго до бразованія хорды, мезодермъ является въ видѣ совершенно отдѣльнаго отъ энтодерма слоя (ср. Goette loc. cit абл. III и IV). Энтодермъ (вторичный энтодермъ Кальбер-

(1) *Balfour* The Development of Elasmobranch Fisches. Journal of. nat. and Physiol. Vol. X стр. 533 и стр. 675

(2) *Götte* Entwickelungsgeschichte der Unke.

ла) состоитъ изъ одного только слоя клѣтокъ, тогда ка[illegible] у *Кальберла* онъ нарисованъ двух-и даже многослойнымъ какимъ онъ въ этой части въ дѣйствительности не бываетъ (Я самъ имѣлъ случай наблюдать года два тому назадъ образованіе хорды у лягушекъ. Сначала я былъ убѣжденъ въ энтодермальномъ происхожденіи хорды у нихъ; при болѣе тщательномъ изслѣдованіи я убѣдился, что въ большинствѣ случаевъ весьма трудно дать отвѣтъ происходитъ ли хорда изъ энтодерма или изъ мезодерма).

Относительно образованія *Вольфовыхъ каналовъ* существуетъ въ эмбріологической литературѣ, такое же разногласіе какъ и относительно chorda dorsalis. Большинство эмбріологовъ согласны однако въ томъ, что Вольфовы каналы развиваются изъ средняго зародышеваго листа, исключая только *Гензена* ([1]) принимающаго эктодермальное ихъ происхожденіе. Разница въ взглядахъ ученыхъ касается главнымъ образомъ формы образованія Вольфовыхъ каналовъ. Въ этомъ отношеніи мнѣнія раздѣляются на двѣ категоріи: одни принимаютъ что эти органы образуются въ видѣ плотныхъ шнуровъ и впослѣдствіе только получаютъ полость, другіе же полагаютъ, что они с самаго начала появляются въ видѣ полыхъ складокъ кожноволокнистаго листка, которыя срастаются своими краями и превращаются въ трубки. Къ первой категоріи принадлежитъ большинство наблюдателей: (*Ремакъ* ([2]), *Гисъ* ([3]), *Ва*-

([1]) *Hensen* Beobachtungen über die Befruchtung une Entwicklung d. Kaninchens und Meeresschweinchens. Zeitschr. für Anatomie und Physiologie Bd. I стр. 370.

([2]) *Remak* Untersuchungen über Entw. der Wirbelthiere.

([3]) *His* Unters. über die erste Anlage des Wirbelthierleibes

ейеръ (1), *Шенкъ* (2), *Фостеръ* и *Бальфоръ* (3), *Кёлликеръ* (4) и *Гассеръ* (5)); ко второй—*Ромити* (6), *Розенбергъ* (7). *Гетте* (8), и *Р. Ковалевскій* (9). А. Ковалевскій Вагнеръ и Овсянниковъ принимаютъ также этотъ второй способъ развитія для стерлядей.

Указанное разногласіе для нашего случая не имѣетъ особаго значенія, такъ какъ у стерлядей Вольфовы каналы образуются раньше раздѣленія средняго листа на первичные сегменты и боковыя пластинки, а слѣдовательно здѣсь не можетъ быть и рѣчи относительно происхожденія ихъ изъ кожноволокнистой пластинки черезъ образованіе складки. Вольфовы каналы образуются у стерлядей сравнительно гораздо раньше, чѣмъ у другихъ позвоночныхъ напр. у птицъ и млекопитающихъ. По наблюденіямъ *Гассера* (10) первые зачатки этихъ органовъ у куръ и гусей являются въ то время когда уже зародышъ имѣетъ 8 первичныхъ сегментовъ; у млекопитающихъ, судя по наблюденіямъ Келликера и Гензена они образуются еще позже. У стерлядей же Вольфовы каналы, въ видѣ плотныхъ зачатковъ, образуются въ

---

(1) *Waldeyer* Eierstock uud Ei.

(2) *Schenk* Lehrbuch der vergleichenden Embryologie.

(3) *Foster* и *Balfour* Grundzüge der Entwickel. der Thiere.

(4) *Kölliker* Entwickelungsgeschichte des Mensches etc.

(5) *Gasser* Beobacht. über die Entsteh. des Wolff'schen Ganges etc. Arch. f. microsc. Anatomie Bd XIV H. 4.

(6) *Romiti* Uber den Bau u. Entw. des Eierstocks Arch. f mic. An. Bd X.

(7) *Rosenberg* Entwick. der Teleostierniere Inaug. Diss.

(8) *Goette* Entw. der Unke.

(9) *Р. Ковалевскій* Образов. началъ мочеполовыхъ etc. Работы произв. въ Лабор. Мед. Фак. Варшав. вып. 2-й.

(10) loc. cit отр. 447.

то время когда не только первичныхъ позвонковъ совершенно не существуетъ, но даже когда нервная борозда еще не закрылась въ нервную трубку. Появленіе зачатков Вольфовыхъ каналовъ обозначаетъ собою именно начало раздѣленія мезодерма на первичные сегменты и боковыя пластинки, такъ какъ самое мѣсто образованія этихъ органовъ составляетъ границу между обоими этими продуктами мезодерма.

II. РАЗВИТІЕ ЗАРОДЫША ПОСЛѢ ЗАМЫКАНІЯ СПИННОМОЗГОВОЙ ТРУБКИ.

Послѣ замыканія спинномозговой борозды, въ зародышевой части яйца можно уже различить головной и туловищный отдѣлы. Границею между обоими отдѣлами служатъ передніе концы Вольфовыхъ каналовъ, которые нѣсколько загнуты внутрь и прилегаютъ къ первой парѣ первичныхъ сегментовъ.

Благодаря прозрачности зародышевой части, можно на свѣжихъ яйцахъ уже снаружи прослѣдить различныя форменныя измѣненія органовъ зародыша, что и было уже отчасти сдѣлано моими предшественниками. Хотя такія наблюденія не могутъ служить для окончательнаго изслѣдованія развитія различныхъ органовъ, но онѣ имѣютъ значеніе для контроля поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ и для ознакомленія съ общими существенными измѣненіями наружныхъ и отчасти внутреннихъ частей зародыша.

Что касается туловищной части зародыша, то замѣтныя снаружи измѣненія ея довольно просты. Онѣ состоятъ въ постепенномъ увеличеніи первичныхъ сегментовъ спереди назадъ. Мы оставили зародыша въ той стадіи развитія, когда пластинки первичныхъ сегментовъ были раздѣлены только

въ передней части на пять сегментовъ; задняя часть туловища существовала тогда въ формѣ нераздѣленныхъ на первичныя сегменты пластинокъ лежащихъ по бокамъ нервной трубки, расширяющихся взади и огибающихъ желточную пробку и Русконіево отверстіе (фиг. 52 Uwp). Съ боковъ первичныя пластинки ограничиваются Вольфовыми каналами (Wg) которые слѣдуютъ направленію первичныхъ пластинокъ. Онѣ, также какъ и первыя, огибаютъ желточную трубку и соединяются сзади Русконіеваго отверстія другъ съ другомъ. Въ этой стадіи развитія Русконіево отверстіе иногда еще довольно велико и желточная пробка находится еще снаружи. Въ непосредственно слѣдующей стадіи развитія (фиг. 53) Русконіево отверстіе съуживается и желточная пробка втягивается внутрь яйца. Въ этой стадіи находится уже семь паръ первичныхъ сегментовъ, которые расположены перпендикулярно къ продольной оси зародыша. Впослѣдствіе такое расположеніе нѣсколько измѣняется (фиг. 54). Передніе сегменты сохраняютъ свое перпендикулярное положеніе, задніе же по мѣрѣ приближенія къ Русконіеву отверстію уклоняются отъ него и принимаютъ наклонное положеніе относительно продольной оси. Это положеніе сохраняется нѣкоторое время (фиг. 55) до образованія хвоста и замыканія Русконіева отверстія; впослѣдствіе же задніе сегменты, образующіе хвостъ, принимаютъ опять свое прежнее положеніе относительно продольной оси зародыша.

Вмѣстѣ съ увеличеніемъ числа сегментовъ происходитъ утолщеніе туловищной части. Уже въ стадіи изображенной на фиг. 56 и 57 A спина нѣсколько приподымается надъ поверхностью яйца. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія этотъ ростъ спинной части идетъ прогрессивно (фиг. 57, 58 и 59); а такъ какъ все тѣло зародыша непосредственно прилегаетъ къ желточной оболочкѣ и

между зародышемъ и желточной оболочкой нѣтъ свободнаго пространства, то спинная часть тѣла зародыша, при дальнѣйшемъ ея ростѣ, нагибается нѣсколько въ правую сторону. Этимъ можно объяснить асимметрію разрѣзовъ изъ послѣднихъ стадій эмбріональнаго развитія, какъ наприм. разрѣза изображеннаго на фиг. 63.

Вскорѣ послѣ замыканія нервной бороздки и втягиванія желточной пробки внутрь, Русконіево отверстіе замыкается. Въ стадіи, изображенной на фиг. 56 A, оно уже совершенно незамѣтно снаружи. На мѣстѣ прежняго Русконіева отверстія находится скопленіе пигмента, который, какъ увидимъ далѣе помѣщается въ задней части пищеварительнаго канала, именно въ томъ мѣстѣ, гдѣ пищеварительный каналъ переходитъ въ спинномозговую трубку. Въ этой же стадіи развитія (фиг. 56) становится замѣтнымъ зачатокъ хвоста. Задняя часть зародыша закругляется и въ видѣ невысокаго и довольно широкаго бугорка возвышается надъ остальною поверхностью яйца. Впослѣдствіи этотъ бугорокъ растетъ на брюшную сторону, принимаетъ цилиндрическую форму и превращается въ хвостъ. Къ концу эмбріональнаго развитія конецъ хвоста достигаетъ передней части тѣла зародыша и ложится сбоку головы. Ко времени вылупленія хвостъ зародыша находится въ постоянномъ движеніи. Вѣроятно эти движенія и обусловливаютъ разрывъ желточной оболочки и хоріона и выходъ зародыша изъ яйца. Зародышъ всегда выходитъ хвостовою частью и потомъ только, помощью постоянныхъ движеній, освобождаетъ свою переднюю часть изъ яйцевыхъ оболочекъ.

Наружныя измѣненія головной части зародыша гораздо сложнѣе тѣхъ, которыя мы разсмотрѣли въ туловищной. Голова зародыша, въ первыхъ стадіяхъ развитія (фиг. 52) послѣ замыканія нервной бороздки, замѣтна вслѣдствіе при-

сутствія въ ней расширеній нервной трубки—головныхъ пузырей. Въ этой стадіи развитія можно различить два головныхъ пузыря, изъ которыхъ задній широкъ и имѣетъ грушевидную форму, передній же является въ видѣ довольно узкой слѣпой трубки. Задній мозговой пузырь сохраняетъ надолго свою первоначальную форму,—онъ переходитъ впослѣдствія въ задній мозгъ (продолговатый мозгъ и мозжечекъ). Передній пузырь впослѣдствіи раздѣляется на двѣ части изъ которыхъ образуются различные отдѣлы передняго и средняго мозга. Въ описываемой стадіи развитія съ боковъ и снизу мозга располагается довольно тонкій слой мезодерма, вслѣдствіе чего очертанія головной части съ боковъ еще неясны. Въ болѣе поздней стадіи развитія когда мезодермъ утолщается (фиг. 55 A) голова является уже въ формѣ круглой пластинки, по срединѣ которой располагается головной мозгъ Она возвышается нѣсколько надъ уровнемъ остальной поверхности яйца и ограничивается спереди закругленной бороздкой, составляющей первый зачатокъ ротоваго углубленія На задней части головной пластинки, съ боковъ задняго мозговаго пузыря становятся замѣтными два углубленія, которыя,—какъ легко можно догадаться по мѣсту ихъ образованія,—составляютъ зачатки органовъ слуха *(слуховыхъ сумочекъ)* (фиг. 55 A Ob). Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 56) эти углубленія (Ob, принимаютъ форму ясно очерченныхъ овальныхъ пузырьковъ. Въ этой стадіи головная пластинка растетъ и представляетъ уже зачатки нѣкоторыхъ органовъ. На ней можно различить двѣ части: центральную, окружающую головной мозгъ (фиг. 56 Krpl) и периферическую, лежащую вокругъ первой (фиг. 56 Schlp). На периферической части, въ которой лежатъ слуховые пузырьки замѣтны въ этой стадіи развитія двѣ маленькія темныя полоски, идущіе парраллельно ея наружному краю. Эти поло-

ски составляютъ зачатки *жаберныхъ щелей*; онѣ раздѣляютъ задній отдѣлъ периферической части головной пластинки на три концентрически расположенныя пластинки (фиг. 56 Kb', Kb'' и Kb'''), которыя составляютъ зачатки *жаберныхъ дугъ*. *Ковалевскій*, *Овсянниковъ* и *Вагнеръ*, описывая приблизительно ту же стадію развитія, говорятъ, что головная часть состоитъ изъ пяти концентрическихъ круговъ, изъ которыхъ внутренній образуется расширеннымъ переднимъ концомъ нервной трубки. (loc. cit. стр. 180). Рисунокъ которой приложенъ для поясненія цитируемаго мѣста, показываетъ, что первая и вторая жаберныя щели продолжаются въ периферіи въ полоски, которыя проходятъ параллельно краю головной пластинки; такая же кольцеобразная полоска проходитъ впереди задняго мозгового пузыря. Къ сожалѣнію я не могу подтвердить приведеннаго сейчасъ наблюденія этихъ ученыхъ, также какъ и не могъ найти упоминаемыхъ въ изслѣдованіяхъ Ковалевскаго Овсянникова и Вагнера двухъ углубленій находящихся въ задней части втораго круга головной пластинки (loc cit. стр. 181). Что касается продолженія зачатковъ жаберныхъ щелей въ концентрическія полоски, то на всѣхъ объектахъ, которые мнѣ приходилось изслѣдовать, зачатки жаберныхъ щелей въ передней своей части постепенно съуживались и наконецъ становились совершенно незамѣтными. Такую же форму ихъ наблюдали и Ковалевскій, Овсянниковъ и Вагнеръ, какъ это видно изъ приложеннаго къ ихъ статьѣ рисунка (стр. 180). Я нигдѣ однако не замѣчалъ полныхъ концентрическихъ линій, раздѣляющихъ и переднюю часть головной пластинки на круги. На тѣхъ зародышахъ, которые мнѣ приходилось наблюдать въ этой стадіи развитія, периферическая часть головной пластинки имѣетъ вездѣ совершенно гладкую поверхность. Что касается углубленій, которыя

описаны *Ковалевскимъ*, *Овсянниковымъ* и *Вагнеромъ* на второмъ концетрическомъ кругѣ головы, то хотя я ихъ не наблюдалъ при изслѣдованіи головы зародыша снаружи, но судя по положенію ихъ, я думаю, что это есть полости, появляющіяся приблизительно въ этой стадіи развитія въ мезодермѣ головы и просвѣчивающіе наружу. Полости эти, которыя будутъ описаны ниже и которыя соотвѣтствуютъ описаннымъ *Бальфуромъ* „головнымъ полостямъ" поперечноротыхъ рыбъ, по формѣ своей похожи совершенно на упомянутыя ямки.

Чтобы покончить съ описываемой стадіей развитія, я долженъ упомянуть еще объ одной части головы, которая также появляется въ первый разъ въ этой стадіи. Это именно маленькая дугообразная пластинка, расположенная впереди центральной части головной пластинки. Она можетъ быть названа „лицевымъ отросткомъ" (фиг. 56 Stf), такъ какъ эта часть головы впослѣдствіи претерпѣваетъ такія же измѣненія и получаетъ такую же форму какъ лицевой отростокъ амфибій.

Передній нѣсколько возвышенный край головы, какъ сказано выше, отдѣляется отъ брюшной части зародыша неглубокой бороздкой, составляющей зачатокъ ротоваго углубленія. Впереди этой бороздки уже въ описываемой стадіи развитія становится замѣтною довольно обширная элиптическая полость, лежащая перпендикулярно къ продольной оси яйца. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 57 Pkh) въ этой полости появляется *сердце*, имѣющее форму цилиндрическаго ствола (фиг. 57 Hh). Полость, въ которой образуются сердце, составляетъ *перикардіальную полость*. Передней конецъ сердца продолжается въ бѣлую дугообразную полоску, составляющую верхній край перикардіальной полости и вмѣстѣ съ тѣмъ окаймляющую передній конецъ головной пла-

стинки. Кзади эта полоска сливается съ периферическою частью головы: она состоитъ изъ утолщеннаго мезодерма и служитъ мѣстомъ образованія сосудовъ. Задній конецъ сердца развѣтвляется въ формѣ вилки: оба вилообразные отростка его превращаются въ вены, которыя составляютъ центральные концы жел[illegible] венъ. Въ этой стадіи развитія сердце неподвижно. На боковыхъ стѣнкахъ тѣла зародыша можно замѣтить начало образованія сосудовъ. Въ различныхъ мѣстахъ боковыхъ стѣнокъ являются группы клѣтокъ различной формы съ полостями внутри. Судя по формѣ этихъ полостей можно заключить, что онѣ произошли отъ разрушенія центральной части плотной группы клѣтокъ. Въ нѣкоторыхъ мѣстахъ легко можно замѣтить еще плотные отростки, состоящіе изъ клѣтокъ и отходящіе отъ, сдѣлавшихся уже полыми, зачатковъ кровеносныхъ сосудовъ (фиг. 57 А)

Впродолженіи всѣхъ слѣдующихъ стадій развитія (фиг. 58, 59 и 60) головная часть зародыша все больше и больше приподымается надъ поверхностью зародышеваго тѣла. Она растетъ въ этомъ направленіи главнымъ образомъ въ средней своей части вслѣдствіе чего периферическая часть ея, состоящая изъ жаберныхъ дугъ, по мѣрѣ роста средней съуживается. Голова теряетъ при этомъ круглую форму такъ какъ передніе края заднихъ жаберныхъ дугъ, по мѣрѣ выростанія головы вверхъ, заходятъ за переднія дуги. Въ слѣдующей за описанной стадіи развитія, (фиг. 58) первая жаберная дуга (Kb) даетъ отъ себя отростки вверхъ (фиг. 58 Md, которые растутъ по направленію къ лицевому отростку и ограничиваютъ боковыя части ротоваго углубленія сверху. Эти отростки составляютъ зачатки верхн[illegible] и [illegible] ма[illegible] отростки.

Въ этой же стадіи развитія происходитъ образованіе органовъ обонянія и глазъ. Органы обонянія являются въ формѣ углубленій верхняго зародышеваго листа по обѣимъ сторонамъ передняго мозговаго пузыря (фиг. 58 Olg). *Глаза*, какъ и у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ являются въ видѣ полыхъ и слѣпыхъ отростковъ передняго мозговаго пузыря (фиг. 58 Aub). Съ появленіемъ этихъ первичныхъ глазныхъ пузырей, въ головномъ мозгу зародыша можно уже различить три головныхъ пузыря. Средній пузырь составляетъ промежуточную часть мозговой трубки, лежащую между переднимъ и заднимъ пузыремъ Въ описываемой стадіи развитія онъ мало расширенъ сравнительно съ переднимъ пузыремъ. Образованіе глазныхъ пузырей начинается, по всей вѣроятности, раньше описываемой стадіи. Въ стадіи, изображенной на фиг. 56 полость головнаго мозга представляетъ уже три расширенія. Среднее изъ этихъ расширеній, судя по мѣсту его образованія, представляетъ первое начало образованія глазныхъ пузырей. Я не упоминалъ обънемъ при описаніи этой стадіи развитія, такъ какъ на препаратахъ, съ которыхъ сдѣлана фиг. 56, я немогъ ясно различить стѣнокъ головнаго мозга, а слѣдовательно и значеніе этого средняго расширенія могло только объясниться изъ изученія слѣдующей стадіи развитія.

Начиная съ стадіи, нарисованной на фиг. 58, сердце начинаетъ сокращаться. Сначала сокращенія эти медленны, впослѣдствіи онѣ становятся все чаще и чаще. Одновременно съ сокращеніемъ сердца становятся замѣтными вены съ ихъ развѣтвленіями. Желточныя вены о которыхъ было упомянуто при разсмотрѣніи предыдущей стадіи развитія, являются теперь въ видѣ довольно широкихъ стволовъ, раздѣляю-

щихся на концахъ на двѣ вѣтви. Сердце, послѣ сокращенія изгибается и получаетъ характерную для него форму буквы S. Непрозрачность передней части зародыша непозволяетъ прослѣдить въ этой стадіи ходъ артеріальныхъ стволовъ.

Окончивъ обозрѣніе наружныхъ измѣненій зародыша въ эмбріональный періодъ его развитія переходимъ къ развитію внутреннихъ органовъ. Такъ какъ многіе органы въ дифференцировались еще въ видѣ зачатковъ (какъ сердце, кровеносные сосуды, скелетъ) и появляются нѣсколько позже, то я считаю болѣе удобнымъ разсматривать развитіе всѣхъ внутреннихъ органовъ въ связи съ измѣненіями тѣхъ зародышевыхъ листовъ, изъ которыхъ они образуются, предпославъ предварительно описаніе общей формы каждаго зародышеваго листа.

1. Экзодермъ и его дериваты (нервная система и органы чувствъ).

Верхній зародышевый листъ состоитъ изъ двухъ слоевъ и покрываетъ со всѣхъ сторонъ тѣло зародыша. Верхній изъ этихъ слоевъ состоитъ изъ сплющенныхъ, сильно пигментированныхъ клѣтокъ. По мѣрѣ развитія зародыша количество пигмента въ немъ уменьшается. Въ продолженіи всего эмбріональнаго развитія верхній слой очень мало измѣняется; клѣтки его сохраняютъ во всѣхъ стадіяхъ развитія и на всемъ тѣлѣ зародыша своей прежній характеръ и къ концу развитія постепенно сплющиваются. Гораздо большія измѣненія представляетъ нижній слой экзодерма. Онъ служитъ главнымъ источникомъ обра-

зованія органовъ чувствъ напр. органа слуха, или частей ихъ, какъ напр. хрусталлика. Верхній слой не принимаетъ при этомъ никакого участія, онъ учавствуетъ совмѣстно съ нижнимъ слоемъ только въ образованіи обонятельныхъ ямокъ.

Нижній слой экзодерма состоитъ изъ клѣтокъ болѣе высокихъ чѣмъ верхній, прозрачныхъ и имѣющихъ весьма явственныя ядра. На всей брюшной части зародыша онъ представляетъ довольно ровный слой клѣтокъ; на спинной же сторонѣ, въ различныя времена развитія, появляются утолщенія нижняго слоя экзодерма, значеніе которыхъ осталось для меня неяснымъ. Я только убѣдился, что эти утолщенія, являющіяся на опредѣленныхъ мѣстахъ и всегда вблизи центральной нервной системы, имѣютъ характеръ провизорныхъ образованій. Онѣ появляются въ довольно ранній періодъ времени и весьма скоро исчезаютъ.

Однѣ изъ такихъ утолщеній образуются съ боковъ спинномозговой трубки, тотчасъ же послѣ замыканія нервной бороздки. Ихъ можно прослѣдить на незначительномъ протяженіи спинной части зародыша, именно въ среднемъ отдѣлѣ спины, гдѣ онѣ являются въ видѣ валиковъ, углубленныхъ нѣсколько внутрь къ мезодерму и состоящихъ изъ одного слоя клѣтокъ (фиг. 47). Въ слѣдующей стадіи развитія я не могъ уже найти и слѣда этихъ утолщеній, также какъ не могъ прослѣдить превращенія ихъ въ какой либо органъ зародыша. По всей вѣроятности онѣ исчезаютъ, —какимъ образомъ происходитъ однако это изчезновеніе—для меня осталось неизвѣстнымъ. Такое же строеніе представляютъ и переднія утолщенія нижняго слоя экзодерма, которыя располагаются также въ видѣ парныхъ валиковъ въ головной части зародыша надъ первичными глазными пузырями. Здѣсь (фиг. 60 Exv) эти утолщенія развиты гораздо сильнѣе, чѣмъ въ

спинной части. Онѣ начинаются на переднемъ концѣ головы, гдѣ впослѣдствіе образуются обонятельныя ямки, и въ видѣ двухъ валиковъ идутъ назадъ до задняго конца глазныхъ пузырей. Наиболѣе утолщенными являются валики въ передней части головы, кзади же они постепенно съуживаются.

На брюшной сторонѣ зародыша, подъ переднимъ концомъ головы, экзодермъ углубляется внутрь; это углубленіе составляетъ зачатокъ отверстія рта и ротовой полости (фиг 81, 82, 83 Mbch). Въ этомъ мѣстѣ верхній слой экзодермы значительно утолщается; клѣтки его становятся цилиндрическими и длина ихъ увеличивается по мѣрѣ удаленія отъ мѣста загиба. Соотвѣтственно ротовому углубленію какъ увидимъ дальше происходитъ выпячиваніе передней части пищеварительной полости, которая въ видѣ слѣпаго мѣшка растетъ впередъ и представляетъ зачатокъ глоточной полости (фиг. 81, 82, 83 Schlh). Верхняя стѣнка ротоваго углубленія назади весьма сильно утолщается и въ видѣ плотнаго отростка растетъ по направленію къ головному мозгу (фиг. 82 Ptg). Къ сожалѣнію, мнѣ не удалось прослѣдить подробно постепенныя измѣненія этого отростка. На сколько я могъ судить по положенію его относительно нервной системы, мнѣ кажется вѣроятнымъ, что онъ составляетъ зачатокъ glandula pituitaria.

Развитіе центральной нервной системы.

Послѣ замыканія нервной борозды, центральная нервная система представляетъ трубку, расширенную на переднемъ концѣ, съуживающуюся кзади и назаднемъ концѣ непосредственно переходящую въ первичную пищеварительную полость (фиг. 65). Переднее расширеніе составляетъ зачатокъ головнаго мозга, который, какъ мы видѣли довольно

рано распадается на двѣ части, составляющія два первичные мозговые пузыря. Это переднее расширеніе образуется очень рано, до замыканія нервной бороздки; слѣдовательно, у стерлядей, какъ и удругихъ позвоночныхъ, еще до образованія спинномозговой трубки, зачатокъ нервной системы распадается на головной и спинной мозгъ.

Измѣненія спиннаго мозга въ періодъ эмбріональнаго развитія зародыша чрезвычайно просты. Онѣ сводятся главнымъ образомъ къ гистологическимъ измѣненіямъ его стѣнокъ и ведутъ въ концѣ эмбріональнаго періода къ объособленію въ нихъ периферическаго и центральнаго слоя, изъ которыхъ первый составляетъ зачатокъ бѣлаго, второй— сѣраго вещества мозга. Какъ бѣлое, такъ и сѣрое вещество являются у вылупившейся рыбки въ весьма примитивномъ состояніи и развиваются окончательно только спустя долгое время послѣ вылупленія.

Въ предыдущей части этой главы мы видѣли, что спинномозговая трубка состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ, расположенныхъ въ видѣ радіусовъ относительно ея полости. Клѣтки верхней ея части, въ которой произошло замыканіе нервной бороздки, равно какъ и клѣтки ея нижней части гораздо меньше боковыхъ, почему боковыя стѣнки спинномозговой трубки значительно толще верхней и нижней стѣнокъ. Въ такомъ видѣ спинномозговая трубка остается довольно долго почти безъ всякихъ измѣненій. Клѣтки ея дѣлятся, но сохраняютъ по прежнему свою цилиндрическую форму и радіальное положеніе относительно просвѣта трубки. Дѣленіе совершается въ это время только въ продольномъ направленіи, вслѣдствіе чего стѣнки спинномозговой трубки утолщаются сравнительно весьма мало. Только къ концу эмбріональнаго развитія въ спинномозговой трубкѣ становятся замѣтными важныя измѣненія. Онѣ начинаются тѣмъ, что

клѣтки этой трубки дѣлятся [illegible] такъ, что въ бо-[illegible] частяхъ стѣнки ея [illegible] располагаются не въ одинъ слой, какъ было прежде, но въ два (фиг. 62 Rm). [illegible] ствіе этого стѣнки [illegible] трубки значительно [illegible] и просвѣтъ ея суживается, такъ что въ [illegible] части онъ имѣетъ [illegible] видъ продоль-[illegible] щели. Въ [illegible] времени въ стѣнкахъ спинномозговой трубки можно уже различить два слоя: внутренній и наружный, дающіе начало: первый—сѣрому, второй—бѣлому веществу мозга. Какъ тотъ такъ и другой происходитъ через видоизмѣненіе [illegible] самыхъ клѣтокъ, въ чемъ можно легко убѣдиться на разрѣзахъ, окрашенныхъ [illegible] кармином, который [illegible], чѣмъ другія красящія вещества, [illegible] протоплазмы. За-[illegible] бѣлое вещество мозга, образующееся изъ [illegible] части клѣтокъ [illegible] трубки, красится [illegible] [illegible] въ [illegible] цвѣтъ, [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] нежныхъ пѣнистыхъ [illegible]. На [illegible] разрѣзахъ [illegible] [illegible] и [illegible] убѣдиться [illegible] [illegible] вещества происходить вслѣдствіе [illegible] протоплазмы [illegible] клѣтокъ. На [illegible] [illegible] спиннаго мозга [illegible] [illegible]: нѣкоторыя клѣтки [illegible] и на нихъ то можно [illegible] измѣненія [illegible], о которыхъ идетъ рѣчь. На прилагаемомъ рисункѣ [illegible] клѣтки, лежащія [illegible] [illegible] на поперечномъ разрѣзѣ [illegible] [illegible] частей, [illegible] въ периферической [illegible] въ центрѣ—темный. Послѣдняя [illegible] [illegible] красящихъ цвѣтовъ

представляетъ неизмѣненную протоплазму, въ первой—
:рашенной желтымъ цвѣтомъ, протоплазма сильно измѣ-
:на, что уже видно изъ ея отношенія къ пикрокармину.
а препаратахъ она является крупнозернистою. Въ болѣе
оздних стадіяхъ (послѣ вылупленія) эта часть нервной
рубки состоитъ, какъ и neurоglia вообще, изъ множества
:реплетающихся между собою волоконецъ.

Измѣненія, замѣчаемыя въ периферическихъ клѣткахъ
динномозговой трубки въ эмбріональный періодъ развитія
лужатъ только подготовленіемъ къ образованію бѣлаго ве-
щества; онѣ заключаются главнымъ образомъ въ химиче-
ескомъ измѣненіи клѣтокъ,—что ясно изъ отношенія раз-
ичныхъ частей клѣтокъ къ пикрокармину, и во всякомъ
лучаѣ ведутъ къ образованію только основной массы бѣ-
лго вещества мозга. Ячеистыя образованія, которыя встрѣ-
аются въ бѣломъ веществѣ вполнѣ сформированнаго мозга,
оявляются въ пост-эмбріональномъ періодѣ и будутъ опи-
аны во второй части этого сочиненія. Въ этомъ послѣд-
емъ періодѣ клѣтки центральной части спиннаго мозга
олучаютъ характеръ нервныхъ клѣтокъ; тогда же происхо-
итъ и объособленіе эпителія центральнаго канала изъ клѣ-
окъ центральной части спиннаго мозга.

Описанные теперь первоначальные моменты дифферен-
ированія бѣлаго и сѣраго вещества въ спинномъ мозгу
:сьма мало изслѣдованы до сихъ поръ у позвоночныхъ жи-
отныхъ и еще менѣе у безпозвоночныхъ, не смотря на то что
олько эмбріологическимъ путемъ можно рѣшить вопросъ о
омъ, что надо считать въ мозгу за нервные, а что за соеди-
ительнотканные элементы. Въ послѣднее время изслѣдованія
олля и *Эйхгорста* нѣсколько разъяснили процессъ образо-
анія нервныхъ и соединительнотканныхъ элементовъ, но ни
дно изъ этихъ изслѣдованій не касается тѣхъ стадій раз-

витія, въ которыхъ происходитъ первое дифференциров
основнаго вещества neuroglia, которое, какъ мы вид
образуется черезъ измѣненія самихъ клѣтокъ. Единств
извѣстныя мнѣ въ этомъ отношеніи наблюденія суть наб
денія *Гетте* [1], который описываетъ у Bombinator т
же точно измѣненія нервныхъ клѣтокъ, какъ мы вид
стерляди. У Bombinator, по Гетте, периферическія кл
спинномозговой трубки также измѣняются очень рано. Н
ружныя части этихъ клѣтокъ превращаются, вслѣдствіе
творенія желточныхъ зернышекъ, въ водянисто-прозра
вещество, тѣ же части, которыя обращены внутрь, сохра
свой прежній видъ. Впослѣдствіе наружныя части кл
сливаются вмѣстѣ и образуютъ общій периферическій с
конечно вполнѣ соотвѣтствующій периферическому с
стерляжьяго спиннаго мозга.

Измѣненіе зачатка нервной системы, аналогичное о
санному мною у стерлядей и Гетте у Bombinator, свойс
но по всей вѣроятности и безпозвоночнымъ животным
является тамъ въ нѣсколько другомъ видѣ, согласно съ
формой дефинитивнаго развитія нервной системы у н
Къ сожалѣнію этотъ процессъ изслѣдованъ еще мен
чемъ у позвоночныхъ. Какъ примѣръ подобныхъ измѣ
можетъ служить развитіе брюшныхъ и головныхъ ганг
рѣчнаго рака. У рѣчнаго рака, какъ я могъ убѣдиться с
ственными изслѣдованіями, въ зачаткахъ гангліевъ, п
отдѣленія ихъ отъ верхняго слоя клѣтокъ—гиподерм
появляется масса мелкозернистаго вещества, весьма
окрашивающаяся карминомъ и отличающаяся этимъ отъ
токъ нервнаго зачатка. *Бобрецкій*, описывая развитіе н
вной системы, говоритъ что въ каждой половинѣ нер

[1] *Götte* Entw. der Unke стр. 276.



чатка появляется въ клѣтчатой массѣ небольшая кругло-
.тая полость ([1]). То что *Бобрецкій* называетъ полостью ган-
ія,—не есть полость, а есть въ сущности масса мелкозер-
істаго вещества, та масса, изъ котброй по всей вѣроятно-
ги образуется впослѣдствіе такъ наз. моллекулярное веще-
во (fibrilläre Punctsubstanz Лейдига), соотвѣтствующее не-
югліи мозга позвоночныхъ животныхъ. Другой еще луч-
ій примѣръ дифференцированія нервнаго зачатка у артро-
»дъ представляетъ скорпіонъ, согласно наблюденіямъ *Меч-
икова* ([2]). Гангліи брюшной цѣпочки у скорпіона, въ сво-
эмъ времени послѣ ихъ появленія въ видѣ зачатковъ, ра-
падаются на верхній—ячейстый слой и нижній, въ кото-
омъ проходятъ нервные волоконца. Этотъ послѣдній слой,
› всей вѣроятности, представляетъ аналогію съ перифери-
скими частями измѣненныхъ клѣтовъ мозга стерляди, Bom-
nator и проч. Такую же аналогію представляетъ и измѣ-
эніе гангліевъ у аранеинъ ([3]), у которыхъ также спинная
ість ганглія превращается въ мелкозернистое вещество,
іужащее вѣроятно зачаткомъ моллекулярнаго вещества.
а основаніи этихъ фактовъ, мнѣ кажется можно до-
устить аналогію между дифференцированіемъ гангліевъ у
эзвоночныхъ и артроподъ. Это дифференцированіе анало-
ічно не только по своему гистологическому характеру, но
по топографическимъ отношеніямъ. Въ настоящее время
ва ли можно сомнѣваться въ томъ, что первые процессы
бразованія нервной системы у артроподъ и у позвоночныхъ
эедставляютъ аналогію. У тѣхъ и другихъ нервная система

([1]) *Н. Бобрецкій* Къ эмбріологіи членистоногихъ стр. 33.

([2]) *Metznikow* Embryologie des Scorpions. Zeitschr f. wiss. Zoologie XXI стр. 224.

([3]) *Заленскій* Исторія развитія аранеинъ, въ запискахъ Кіевскаго щества естествоиспытателей. Т. 3.

образуется изъ экзодерма и является въ видѣ парныхъ утол-
щеній этого листа. У позвоночныхъ эти утолщенія завора-
чиваются въ трубку, у артроподъ—нѣтъ. Вслѣдствіе это-
периферическая часть спинномозговой трубки позвоночныхъ
будетъ соотвѣтствовавь спинной сторонѣ гангліевъ артро-
подъ. Параллельно съ этимъ соотвѣтствіемъ идутъ и измѣ-
ненія въ обѣихъ этихъ частяхъ мозга артроподъ и позво-
ночныхъ. У позвоночныхъ периферическая часть спинно-
мозговой трубки превращается въ мелкозернистое вещест-
составляющее основу бѣлаго вещества мозга, у артропо-
такія измѣненія выражены на спинной сторонѣ нервной с-
стемы и также ведутъ къ образованію совершенно ана-
гичнаго мелкозернистаго вещества.

Головной мозгъ. Форменныя измѣненія головн-
мозга, на сколько онѣ видны снаружи, были уже описа-
при описаніи наружныхъ измѣненій зародыша. Мы вид-
что головной мозгъ сначала состоитъ изъ двухъ мозговы-
пузырей—передняго и задняго и, что только съ появлені-
глазныхъ пузырей становится возможнымъ различить тр-
тій—средній мозговой пузырь, который лежитъ между гл-
ными пузырями и заднимъ мозговымъ пузыремъ. Голов-
мозгъ спереди и снизу заключенъ въ массу средняго лис-
которая составляетъ такъ наз. головныя пластинки; свер-
онъ прикрытъ только верхнимъ зародышевымъ листом-
такъ какъ головныя пластинки доходятъ сбоковъ толь-
до краевъ верхней стѣнки мозга. Различныя видоизмѣ-
нія зачатка головнаго мозга производятъ вліяніе на окр-
жающую его массу головныхъ пластинокъ и обусловлива-
форму послѣднихъ.



Зачатокъ головнаго мозга, какъ непосредственное прод-
женіе спинномозговой трубки, представляетъ большое схо-

ство съ послѣдней относительно строенія. На всемъ протяженіи головнаго мозга боковыя стѣнки его гораздо толще нижней и верхней (фиг. 72 и 73). Наибольшую разницу въ толщинѣ стѣнокъ представляетъ задній мозговой пузырь, который ближе остальныхъ къ спинному мозгу и поэтому по строенію болѣе другихъ похожъ на спинномозговую трубку. Въ заднемъ мозговомъ пузырѣ боковыя стѣнки значительно утолщены, а верхняя стѣнка состоитъ всего изъ одного слоя довольно плоскихъ клѣтокъ, нижняя стѣнка хотя толще верхней, но уступаетъ значительно въ толщинѣ боковымъ. Передніе два мозговые пузыря сохраняютъ такое же отношеніе стѣнокъ, но съ нѣкоторыми измѣненіями. Такимъ образомъ, въ области глазныхъ пузырей верхняя стѣнка мозга, вслѣдствіе распространенія боковыхъ утолщеній кажется утолщенною (фиг. 69, фиг. 66и 67). Въ передней части мозга, по крайней мѣрѣ въ раннихъ стадіяхъ развитія (фиг. 66 и 67) является тоже самое: верхняя стѣнка и здѣсь состоитъ изъ двухъ утолщенныхъ половинъ сходящихся какъ разъ на продольной оси головнаго мозга.

Образованіе мозговыхъ пузырей происходитъ, какъ уже было замѣчено выше, постепенно. Въ первое время даже послѣ отдѣленія глазныхъ пузырей, мозговые пузыри отдѣляются только на брюшной сторонѣ, спинная же сторона ихъ представляетъ совершенно ровную поверхность. Эта стадія развитія нарисована на фиг. 66, 67 и 68, представляющихъ три продольные разрѣза черезъ голову зародыша въ томъ періодѣ развитія, когда сердце не начало еще сокращаться. На фиг. 66 разрѣзъ проходитъ какъ разъ по срединѣ головнаго мозга, фиг. 67 и 68 представляютъ разрѣзы, прошедшіе черезъ боковыя части его. На продольномъ разрѣзѣ

головной мозгъ представляетъ въ этой стадіи слѣпую трубку, утолщенная брюшная сторона которой въ нѣсколькихъ мѣстахъ изогнута. Самый задній изъ этихъ изгибовъ, направленный впередъ, представляетъ передній край задняго мозга (фиг. 66, 67 Mb). Онъ обособляется ранѣе прочихъ частей мозга и отдѣляется отъ передняго мозга пластинчатымъ отросткомъ головныхъ пластинокъ, составляющимъ такъ наз. среднюю черепную перекладину (Ратке). Впереди отъ средней перекладины располагается передній и средній мозгъ, которые на продольныхъ разрѣзахъ не отдѣляются еще другъ отъ друга. Верхняя и нижняя стѣнка этихъ соединенныхъ мозговыхъ пузырей являются, по крайней мѣрѣ въ передней части, утолщенными. На фиг. 6 видно утолщеніе верхней стѣнки (собственно боковыхъ стѣнокъ), соотвѣтствующее по своему положенію выходу глазныхъ пузырей. Задняя сторона этаго утолщенія можетъ служить границею между переднимъ и среднимъ мозгомъ, которые на верхней сторонѣ мозга также не отдѣляются другъ отъ друга снаружи.

Дальнѣйшее измѣненіе головнаго мозга представляютъ продольные разрѣзы нарисованные на фиг. 81, 82, 83 и 84. Фиг. 81 представляетъ разрѣзъ черезъ средину головы, остальные черезъ боковыя части головы. Въ представленной на этихъ рисункахъ стадіи развитія замѣтны весьма значительныя измѣненія, состоящія главнымъ образомъ въ отдѣленіи задняго мозга не только снизу и сбоку, но и сверху. Верхняя стѣнка головнаго мозга представляетъ углубленіе въ формѣ складки, которое лежитъ какъ разъ противъ описанной выше средней перекладины черепа, т. е. противъ задняго мозговаго пузыря. Этой складкой верхняя поверхность мозга дѣлится на переднюю и заднюю части, на

которыхъ послѣдняя и составляетъ верхнюю стѣнку задняго мозга. Складка верхней стѣнки нѣсколько утолщена; это утолщеніе, или лучше сказать задняя часть складки, составляетъ зачатокъ мозжечка, который развивается однако гораздо позже. Въ переднемъ и среднемъ мозгѣ (фиг. 81 Мкс) также замѣтны измѣненія. Задняя часть средняго мозга растетъ въ видѣ полаго отростка назадъ. Этотъ отростокъ, ограничивающій среднюю перекладину черепа спереди, замѣтенъ уже въ предыдущей стадіи развитія. Онъ составляетъ зачатокъ infundibulum (фиг. 81 Inf). Въ описываемой теперь стадіи развитія стѣнки передняго и средняго мозговыхъ пузырей значительно тоньше, чѣмъ въ предыдущей; это всего болѣе замѣтно на среднемъ разрѣзѣ; къ бокамъ эти стѣнки нѣсколько утолщаются.

Дальнѣйшія измѣненія головнаго мозга будутъ разсмотрѣны при спеціальномъ обзорѣ развитія нервной системы, такъ какъ наиболѣе важные процессы дифференцированія отдѣльныхъ частей его совершаются въ постэмбріональный періодъ развитія. Здѣсь я замѣчу только, что въ общихъ чертахъ развитіе отдѣльныхъ частей головнаго мозга изъ трехъ мозговыхъ пузырей не представляетъ у стерлядей никакихъ выдающихся особенностей. Изъ передняго мозговаго пузыря, какъ и у прочихъ позвоночныхъ, у стерлядей развиваются полушарія мозга съ lobi olfactorii и промежуточный мозгъ (thalamencephalon), изъ средняго мозговаго пузыря—средній мозгъ или corpora bigemina, а изъ задняго пузыря—продолговатый мозгъ съ зачаточнымъ мозжечкомъ.

Гистологическія измѣненія головнаго мозга въ эмбріональный періодъ развитія ничѣмъ не отличаются отъ описанныхъ въ спинномъ мозгу; поэтому я не считаю нужнымъ останавливаться на нихъ. Различныя особенности въ этомъ отношеніи, которыя выражаются главнымъ образомъ

во время пост-эмбріональнаго развитія, будутъ описаны въ своемъ мѣстѣ.

Въ заключеніе я считаю нужнымъ указать на положеніе головнаго мозга относительно продольной оси тѣла зародыша во время эмбріональнаго періода развитія, такъ какъ оно выясняетъ отношеніе ганоидъ къ другимъ представителямъ позвоночныхъ животныхъ. Извѣстно, что у всѣхъ позвоночныхъ головной мозгъ изгибается между среднимъ и продолговатымъ мозгомъ. Этотъ изгибъ является начиная съ рыбъ и кончая высшими позвоночными животными. Такъ какъ это изгибаніе есть явленіе постоянное для высшихъ животныхъ, и такъ какъ оно обусловливается, по всей вѣроятности, большимъ развитіемъ переднихъ мозговыхъ пузырей сравнительно съ заднимъ пузыремъ, то и этотъ процессъ надо смотрѣть какъ на начало процесса въ развитіи головнаго мозга, ведущее въ концѣ концовъ къ высшимъ формамъ развитія этого органа. У стерляди всѣ три головные пузыря впродолженіи всего эмбріональнаго и пост-эмбріональнаго развитія остаются въ одной плоскости. Незначительное изгибаніе мозга у нихъ не можетъ быть разсматриваемо какъ аналогичное изгибу высшихъ позвоночныхъ животныхъ, такъ какъ оно обусловливается исключительно только положеніемъ головы относительно поверхности желтка. Въ этомъ отношеніи стерляди похожи съ одной стороны на циклостомъ, съ другой — на костистыхъ рыбъ, но представляютъ отличіе отъ рыбъ, стоящихъ на основаніи анатомическихъ признаковъ, весьма близко къ нимъ, отъ эласмобранхій. У послѣднихъ голова, а съ нею и головной мозгъ изгибается также точно, какъ у высшихъ позвоночныхъ. Замѣчательно при этомъ, что это изгибаніе головы у эласмобранхій, во-

торое прослѣжено очень подробно Бальфоромъ (¹), является у нихъ какъ провизорное явленіе; къ концу развитія, голова, а съ нею и головной мозгъ опять выпрямляется. Если мы по справедливости можемъ считать изгибаніе головнаго мозга явленіемъ очень важнымъ, то по моему мнѣнію, весьма важно различіе представляемое эласмобранхіями относительно другихъ порядковъ рыбъ. У эласмобранхій, въ первый разъ между низшими формами позвоночныхъ животныхъ намѣчается измѣненіе мозга, которое прогрессивно усиливаясь, ведетъ къ образованію болѣе высшихъ формъ этого органа. Если мы возмемъ во вниманіе, что кромѣ этого яйца эласмобранхій и первыя стадіи развитія ихъ имѣютъ большое сходство съ яйцами и развитіемъ чешуйчатыхъ амфибій и птицъ, то на эласмобранхій мы должны смотрѣть какъ на формы, близко стоящія къ прототипу этихъ высшихъ позвоночныхъ. Циклостомы и ганоиды, будутъ представлять въ такомъ случаѣ другую группу рыбъ, которая по своимъ первымъ эмбріональнымъ явленіямъ и по развитію мозга съ одной стороны примыкаетъ къ нагимъ амфибіямъ, съ другой къ костистымъ рыбамъ. Это отношеніе ганоидъ и циклостомъ было уже указано въ предыдущихъ главахъ. Мы видѣли, что амфибіи имѣютъ много общаго съ этими рыбами относительно первыхъ процессовъ развитія; относительно развитія мозга представляютъ нѣкоторый прогрессъ. Костистыя рыбы представляютъ относительно этого послѣдняго пункта наибольшее сходство съ ганоидами и циклостами.

(¹) *Balfour*. Devolopment of. Elasmobr. Fishes Journ of. Anat. and Physiol. т. XI, стр. 441.

ОРГАНЫ ЧУВСТВЪ.

Во время эмбріональнаго развитія появляются зачатки органовъ обонянія, слуха и зрѣнія. Всѣ эти органы, и преимущественно первые два, развиваются въ это время весьма мало и являются у вылупившейся личинки въ весьма примитивномъ состояніи. Въ общихъ чертахъ развитіе происходитъ слѣдующимъ образомъ.

Органы обонянія являются не задолго до начала сокращенія сердца въ видѣ двухъ ямокъ, лежащихъ сбоковъ передней части мозга. Обонятельныя ямки происходятъ вслѣдствіе углубленія верхняго зародышеваго листа совершенно также какъ и слуховыя ямки, съ тѣмъ однако различіемъ, что въ образованіи ихъ принимаютъ участіе оба слоя экзодерма, тогда какъ въ образованіи слуховыхъ ямокъ одинъ нижній слой. Клѣтки экзодерма удлиняются на днѣ ямокъ и принимаютъ форму цилиндрическаго эпителія; въ такомъ видѣ (фиг. 58 Olg) обонятельные органы остаются до вылупленія и развиваются дальше, спустя долгое время послѣ вылупленія.

Органы слуха, появляющіеся, какъ мы видѣли выше, довольно рано въ видѣ слуховыхъ сумочекъ, составляютъ углубленія нижняго слоя экзодерма по бокамъ продолговатаго мозга. Этотъ слой, вѣроятно, предварительно утолщается, такъ какъ вокругъ отверстія слуховыхъ ямочекъ (фиг. 72) находится утолщенный слой экзодерма. Самая ранняя стадія развитія слуховаго органа представлена въ поперечномъ разрѣзѣ на фиг. 72 Obs. Слуховая ямка, не закрытая еще въ слуховой пузырекъ, имѣетъ уже грушевидную форму. Стѣнки ея, состоящія изъ цилиндрическихъ клѣтокъ, утолщаются на днѣ, а полость ея является въ видѣ довольно узкой трехъугольной щели. Въ слѣдующей ста-

діи (фиг. 73 Obs) развитія слуховая ямка растетъ назадъ, края отверстія ея постепенно сближаются, а полость напротивъ увеличивается. Это увеличеніе полости идетъ параллельно съ утонченіемъ стѣнокъ слуховой ямки, которое ясно изъ сравненія фиг. 72 и 73. Слуховой органъ къ концу развитія является въ формѣ овальнаго пузырька съ довольно тонкими стѣнками, состоящими изъ цилиндрическихъ клѣтокъ. Въ этомъ видѣ онъ представляетъ зачатокъ кожистаго лабиринта, изъ котораго впослѣдствіи развиваются recessus labirynthi, полукружные каналы, lagaena и проч. Развитіе всѣхъ этихъ органовъ совершается во время постэмбріональнаго развитія зародыша.

Глаза, въ видѣ первичныхъ глазныхъ пузырей, начинаютъ образоваться очень рано и, какъ замѣчено выше, обозначаютъ своимъ появленіемъ границу между переднимъ и среднимъ мозговыми пузырями. Первичные глазные пузыри представляютъ полые слѣпые отростки головнаго мозга, съ довольно узкою полостью внутри, направленные въ стороны и вверхъ (фиг. 69) въ спинной сторонѣ головы. Снизу глазные пузыри ограничены головными пластинками, сверху—границею ихъ служатъ упомянутыя выше провизорныя утолщенія эктодерма, которыя очень плотно прилегаютъ къ верхней стѣнкѣ глазныхъ пузырей и, весьма вѣроятно, обусловливаютъ своимъ присутствіемъ направленіе глазныхъ пузырей кверху (фиг. 69). Первичные глазные пузыри стерляди, по своей формѣ и по незначительному объему ихъ полости, больше всего похожи на глазные пузыри амфибій, напр. тритона (см. Kessler zur Entwick. des Auges der Wirbelthiere таб. IV фиг. 53). Послѣдніе однако имѣютъ въ соотвѣтственной стадіи развитія горизонтальное положеніе; это служитъ отчасти подтвержденіемъ того, что направленіе глазныхъ пузырей стерляди вверхъ обусловли-

вается давленіемъ провизорныхъ утолщеній экзодерма (фиг. 69 Exv), являющихся у стерляди, но отсутствующихъ у тритона. Первичные глазные пузыри представляютъ такое же гистологическое строеніе, какъ и головной мозгъ; они состоятъ изъ одного слоя тѣсно прилегающихъ другъ къ другу цилиндрическихъ клѣтокъ; на внутренней поверхности ихъ во время первыхъ стадій развитія замѣтно довольно значительное скопленіе пигментныхъ зернышекъ, находящихся также и въ стѣнкахъ головнаго мозга.

Слѣдующая стадія развитія (фиг. 70 и 71), которую я имѣлъ случай наблюдать, представляетъ значительныя измѣненія, сравнительно съ предыдущей. Такъ какъ эта стадія развитія не представляютъ существенныхъ отличій отъ соотвѣтственныхъ стадій развитія глаза другихъ позвоночныхъ животныхъ, то я не нахожу нужнымъ долго останавливаться на ея описаніи. Первичные глазные пузыри сплющиваются, одна стѣнка вдавливается въ другую, однимъ словомъ первичные пузыри превращаются въ вторичные. Одновременно съ этимъ со стороны экзодерма и именно основнаго его слоя происходитъ образованіе линзы (фиг. 71 L). Линза происходитъ какъ и у другихъ животныхъ черезъ углубленіе экзодерма и, по способу своего образованія, ближе всего стоитъ къ линзѣ амфибій, такъ какъ въ образованіи ея у стерлядей участвуетъ только нижній слой экзодерма. Переходъ первичнаго пузыря во вторичный обусловливается давленіемъ образующейся линзы на переднюю стѣнку первичнаго пузыря. Вслѣдствіе этого давленія, которое производится главнымъ образомъ на верхнюю часть стѣнки первичнаго пузыря, послѣдняя углубляется внутрь и ведетъ за собою углубленіе на всемъ протяженіи глазнаго пузыря. Вторичный пузырь составляетъ зачатокъ ретины. Передняя его стѣнка превращается въ ретину, задняя въ пиг-

ментный слой ретины; въ послѣдней къ концу эмбріональнаго развитія появляется пигментъ.

Къ концу эмбріональнаго развитія, линза отшнуровывается отъ основнаго листа эктодерма и является въ видѣ овальнаго пузыря. Дальнѣйшія измѣненія ея, равно какъ и образованіе chorioidea, окончательное развитіе ретины, образованіе corneae, scleroticae и стекловиднаго тѣла происходитъ послѣ вылупленія зародыша изъ яйца.

На брюшной части вторичнаго глазнаго пузыря находится глазная щель, которая можетъ быть наблюдаема на продольныхъ разрѣзахъ глаза (фиг. 83 и 84). У зародышей эта щель еще довольно велика; она уменьшается только послѣ вылупленія зародыша вслѣдствіе сближенія краевъ вторичнаго пузыря, послѣ того какъ совершенно отдѣлится линза. Во время образованія сосудовъ въ головѣ черезъ эту щель проходитъ сосудъ, который составляетъ зачатокъ arteriae centralis retinae. На нѣкоторыхъ продольныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ этотъ сосудъ можетъ быть наблюдаемъ довольно легко.

2. Мезодермъ и его дериваты.

Послѣ замыканія спинномозговой бороздки, мезодермъ представляетъ слѣдующее строеніе. Въ формѣ овальной пластинки, онъ располагается подъ всей спинной стороною зародыша, какъ въ туловищной, такъ и въ головной частяхъ послѣдняго, переходитъ за Рускoніево отверстіе на брюшную часть зародыша и оканчивается тамъ приблизительно на уровнѣ верхушки брюшной дополнительной части первичной пищеварительной полости. Онъ повторяетъ собою форму видимаго снаружи зародышеваго щита, который есть ничто

нное, какъ часть зародыша утолщенная вслѣдствіе присутствія въ ней мезодерма. Съ другой стороны, видимыя снаружи границы мезодерма т. е. границы зародышеваго щита соотвѣтствуетъ, покрайней мѣрѣ спачала, границамъ первичной пищеварительномъ полости. Мезодермъ образуется первоначально надъ пищеварительною полостью и только впослѣдствіи онъ разрастается между экзодермомъ и энтодермомъ во всѣ стороны (впередъ, въ стороны и назадъ).

Послѣ образонія хорды и Вольфовыхъ каналовъ, въ области мезодерма можно различить нѣсколько частей, которыя представляютъ собою большею частью зачатки опредѣленныхъ органовъ и, слѣдовательно, развиваются отлично другъ отъ друга. Выше была уже сказано, что съ появленіемъ Вольфовыхъ каналовъ можно различить головную и туловищную части зародыша. Границею между обѣими частями служитъ передній, загибающійся понаправленію къ оси зародышеваго тѣла, конецъ Вольфовыхъ каналовъ. Передняя или головная часть нечленистая, туловищная часть раздѣлена на рядъ сегментовъ, составляющихъ такъ наз. первичные позвонки или первичные сегменты. Вольфовы каналы, на всемъ своемъ протяженіи, отдѣляютъ въ туловищной части мезодерма сегментныя пластинки отъ боковыхъ пластинокъ.

Въ мезодермѣ, какъ и въ остальныхъ зародышевыхъ листахъ, можно различить осевую и боковыя части. Осевая часть, располагающаяся подъ осью экзодерма, или подъ нервнымъ зачаткомъ, состоитъ первоначально изъ одной хорды. Боковыя части распадаются на сегментныя пластинки, Вольфовы каналы и боковыя пластинки. Осевая часть располагается въ туловищѣ и хвостѣ зародыша и, продолжаясь въ головную часть его, доходитъ только до передняго

рая продолговатаго мозга (задняго мозгового пузыря). Впе-
эди отъ нея мезодермъ головы состоитъ изъ продолженія
)лько боковыхъ частей туловищнаго мезодерма, которыя
ь видѣ непрерывныхъ пластинокъ, называемыхъ головными
іастинками, лежатъ подъ головнымъ мозгомъ и сбоковъ его.
ослѣ образованія ротоваго углубленія и отдѣленія глоточ-
ıхъ пластинокъ въ головной части мозодерма можно раз-
ıчить три части: среднюю, составляющую головныя
ластинки въ тѣсномъ смыслѣ слова (фиг. 59 Kppl),
)ковыя, составляющія зачатки жабернаго аппарата, или
лоточныя пластинки и переднюю, составляющую
ачатокъ перикардія и сердца.

Послѣ этаго краткаго обзора общихъ измѣненій мезо-
рма мы можемъ перейти къ изслѣдованію развитія отдѣль-
ıхъ его частей въ туловищномъ и головномъ его отдѣлѣ.
ıчнемъ съ туловища.

Выше было уже сказано, что наружныя измѣненія въ ту-
вищной части зародыша состоятъ главнымъ образомъ въ
олщеніи ея. Спинная сторона туловища постепенно ра-
етъ въ вышину и, когда она достигаетъ извѣстной высо-
, то, вслѣдствіе того, что она нѣсколько придавливается
ıточной оболочкой, она перегибается нѣсколько на сто-
ну, какъ это видно напр. на поперечномъ разрѣзѣ, нари-
ванномъ на фиг. 63. Этотъ ростъ и, связанное съ нимъ,
мѣненіе въ положеніи спины объусловливаются почти ис-
ючительно только мезодермомъ и его частями. Впродолже-
ı всего времени послѣ замыканія спинномозговой трубки
дняя часть мезодерма (главнымъ образомъ первичные сег-
нты) значительно утолщается; она давитъ на верхній за-
ышевый листъ, приподнимаетъ его и объусловливаетъ
имъ образомъ выростаніе спины зародыша въ вышину.
и этомъ, впродолженіи указаннаго времени измѣняется

также и относительное положеніе частей мезодерма, котор- мы должны разсмотрѣть прежде, чѣмъ приступимъ къ изслѣдованію развитія отдѣльныхъ частей мезодерма.

Въ первое время послѣ замыканія спинномозговой труб- ки мезодермъ представляетъ слѣдующее топографическое ра- сположеніе частей. Ось его составляетъ хорда, являюща- па поперечныхъ разрѣзахъ въ видѣ довольно больш- кружка состоящаго изъ мелкозернистыхъ клѣтокъ. По о- имъ сторонамъ хорды лежатъ первичные сегменты (к- имѣютъ приблизительно форму трехугольниковъ, обра- ныхъ основаніемъ къ хордѣ и верхушкою къ периферіи з- родыша. Основаніе первичныхъ сегментовъ прилегаетъ к боковымъ частямъ хорды и спинномозговой трубки; въ т- мѣстахъ, гдѣ лежатъ оба названные органа, основаніе пер- ныхъ сегментовъ вырѣзано (фиг. 47 Sgp). Первичные сегме- съуживаются по направленію отъ центра къ периферіи, т. отъ хорды къ Вольфовымъ каналамъ, и переходятъ за т- въ слой клѣтокъ, лежащій непосредственно подъ плотны- еще Вольфовыми каналами. Этотъ слой связываетъ пер- ные сегменты съ боковыми пластинками и можетъ бы- пазванъ промежуточною ячеистою массою, такъ какъ о- вполнѣ соотвѣтствуетъ такъ наз. intermediäre Zellenm- зародышей птицъ. За этой массой лежатъ боковыя п- стинки, которыя состоятъ изъ двухъ слоевъ клѣтокъ, п- вращающихся впослѣдствіи: верхній въ кожноволокнист- нижній въ кишечноволокнистый слой.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 48) это отноше- нѣсколько измѣняется. Измѣненіе касается главнымъ обр- зомъ первичныхъ сегментовъ, которые растутъ въ выш- при чемъ сторона ихъ, прилегающая къ энтодерму, укор- чивается; это очень замѣтно при сравненіи поперечнаго р- рѣза фиг. 47 съ 48. Продолженіе измѣненія въ этомъ н

одѣ мы встрѣчаемъ въ слѣдующей стадіи развитія, нарисованной на фиг. 61, гдѣ кромѣ того значительно измѣняется отношеніе первичныхъ сегментовъ къ боковымъ пластинкамъ. Обѣ эти части въ разсматриваемой стадіи развиія разъобщаются вслѣдствіи того, что изчезаетъ слой, соединяющій ихъ между собою—промежуточная ячеистая масса. та масса, лежавшая подъ Вольфовыми каналами, отходитъ, по всей вѣроятности, къ боковымъ пластинкамъ. Вольфовы аналы опираются наружнымъ своимъ краемъ на внутренній край боковыхъ пластинокъ (фиг. 61 Sp), состоящихъ по прежнему изъ двухъ слоевъ клѣтокъ. Первичные сегменты, прилегающіе внутреннимъ краемъ и въ этой стадіи развия непосредственно къ спинномозговой трубкѣ и хордѣ, представляютъ теперь рѣзко очерченный, нѣсколько закругленный наружный край. Въ слѣдующей стадіи развитія первичные сегменты еще болѣе выростаютъ (фиг. 62 Mp) вверхъ сокращаются въ длину. Въ этой стадіи, между первичными сегментами и осевыми органами (хордою и спинномозговою трубкою) появляется масса клѣтокъ, играющая впослѣдствіи очень важную роль въ развитіи (фиг. 62 Sgs) и составляющая такъ наз. *скелетородный* слой. Я оставляю это названіе въ виду того, что изъ этой массы главнымъ образомъ развивается скелетъ, хотя изъ нея также образуются и другіе органы, какъ спинномозговые нервы, кровеносные сосуды и проч. Скелетородный слой, прилегающій съ одной стороны непосредственно къ спинномозговой трубкѣ и къ хордѣ, съ другой къ первичнымъ сегментамъ, которые могутъ быть теперь названы мускульными пластинками (фиг. Mp), въ осевой части зародыша (подъ хордой) соприкасается съ энтодермомъ.

Въ этой части скелетороднаго слоя происходитъ образованіе кровеносныхъ сосудовъ. На поперечномъ разрѣзѣ

фиг. 62 уже образовалась подъ хордою аорта, въ болѣе по-
нихъ стадіяхъ развитія можно уже видѣть образованіе к
За образованіемъ скелетороднаго слоя первичные сегм
получаютъ спеціальное значеніе зачатковъ мускуловъ и
гутъ по этому быть названы мускульными пластинками. О
ношеніе ихъ къ боковымъ пластинкамъ остается тоже,
и прежде. Мускульныя пластинки продолжаютъ рости
вышину и въ стадіи, изображенной на фиг. 63, имѣютъ
форму длинныхъ четырехугольниковъ съ закругленными
ми. Вслѣдствіе роста мускульныхъ пластинокъ въ вы
и, такъ какъ параллельно съ выростаніемъ спинной
въ вышину ширина ея уменьшается, то органы, лежа
сначала съ боковъ первичныхъ сегментовъ: Вольфовы
налы и боковыя пластинки, подвигаются пассивно къ
вой части зародыша. Въ стадіи фиг. 63 Вольфовы ка
(Wg) лежатъ уже не сбоковъ первичныхъ сегментовъ
скульныхъ пластинокъ), но подъ ними; боковыя пласт
имѣющія уже въ задней части зародыша полость, со
вляющую зачатокъ полости тѣла, также растутъ къ о
части зародыша и ложатся подъ Вольфовыми каналами
63 Pb и Vcb). Внутренній край боковыхъ пластинокъ
ходитъ дальше Вольфовыхъ каналовъ къ оси зароды
нѣсколько загибается вверхъ.

Изъ всѣхъ описанныхъ общихъ измѣненій мезодерм
долженъ обратить вниманіе преимущественно на тѣ,
рыя указываютъ на отношеніе осевой части мезодерм
энтодерму, такъ какъ именно въ осевой части происх
образованіе сосудовъ, въ которомъ принимаетъ участі
зодермъ совмѣстно съ энтодермомъ. Въ первыхъ
діяхъ развитія осевая часть энтодерма непосредственно
прикасается съ хордою, которая лежитъ надъ нею. Въ
время отъ энтодерма отдѣляются клѣтки, которыя обра

ятный шнуръ сопровождающій хорду на всемъ ея протяженіи (фиг. 48, 61 Snch). Впослѣдствіи, когда между хордою и мускульными пластинками появляется скелетородный слой, то хорда отодвигается разростаніемъ послѣдняго вверхъ, и скелетородный слой непосредственно соприкасается съ верхней частью энтодерма.

Переходимъ къ описанію развитія отдѣльныхъ частей мезодерма.

РАЗВИТІЕ ХОРДЫ.

Во время замыканія нервной борозды хорда, въ видѣ довольно толстаго шнура, состоящаго изъ многоугольныхъ клѣтокъ, лежитъ подъ спиннымъ мозгомъ и заднею частью головнаго. Она доходитъ впереди до продолговатаго мозга и оканчивается здѣсь закругленнымъ концомъ. Задній конецъ хорды, также закругленный, упирается въ соединительный каналъ между спинномозговою и пищеварительною трубками. Въ туловищной части зародыша хорда достигаетъ наибольшей толщины, впередъ и назадъ она постепенно съуживается.

Впродолженіи эмбріональнаго періода хорда претерпѣваетъ весьма важныя гистологическія измѣненія. При своемъ появленіи она состоитъ изъ клѣтокъ, во всемъ похожихъ на остальныя клѣтки мезодерма; протоплазма ихъ мелкозерниста, каждая клѣтка содержитъ ядро. Въ стадіи, нарисованной на фиг. 57, клѣтки хорды сплющиваются по направленію продольной оси и являются въ формѣ довольно тонкихъ пластинокъ, налегающихъ другъ на друга и утончающихся отъ периферіи къ центру хорды (фиг. 79 Ch). Въ это время уже въ нихъ появляются вакуолы, въ видѣ маленькихъ пузырьковъ, наполненныхъ жидкостью. Въ слѣдующей стадіи развитія количество вакуолъ постепенно увели-

чивается, вакуолы сливаются другъ съ другомъ и жидк… выполняющая ихъ, мало по малу вытѣсняетъ протопла… клѣтокъ съ ядромъ къ периферіи (фиг. 82 Ch). На … клѣтки хорды принимаютъ уже видъ, свойственный имъ … финитивному состоянію; вся средина клѣтки занята … прозрачнымъ веществомъ, и только на периферическихъ … стяхъ клѣтки видна мелкозернистая протоплазма съ за… ченнымъ въ ней стѣнкоположнымъ ядромъ На периферич… ской части хорды образуется тонкая кутикулярная оболо… выдѣляемая клѣтками хорды. На поперечныхъ разрѣз… хорда иногда выпадаетъ изъ полости скелетороднаго с… въ которой она помѣщается. Въ это время можно убѣди… что кутикулярная оболочка есть неотъемлемая принад… ность хорды, такъ какъ она выпадаетъ съ нею. Кромѣ … оболочки, которую мы можемъ назвать внутреннею, въ … бріональномъ періодѣ развитія образуется еще другая, о… ничивающая полость скелетороднаго слоя, въ которой р… сполагается хорда, и образующаяся, какъ увидимъ дал… независимо отъ хорды. Эту оболочку мы можемъ наз… наружною.

Описанныя измѣненія хорды ничѣмъ не отлича… у стерляди отъ тѣхъ, которыя описаны для другихъ по… ночныхъ. Первыя измѣненія состоятъ вездѣ въ сплющив… клѣтокъ хорды по направленію продольной оси хорды и … тѣмъ въ вакуолизаціи клѣтокъ хорды. Это было замѣч… Гетте у амфибій, Бальфоромъ у поперечноротыхъ р… Гетте говоритъ что клѣтки хорды дѣлаются до того … скими, что ядра занимаютъ почти весь поперечникъ к… токъ (Unke стр. 351). Послѣ появленія вакуолъ клѣтки … дѣлаются шире, а протоплазма ихъ съ ядромъ отодвигаю… къ периферіи. Бальфоръ называетъ такое перемѣщеніе я… миграціей и говоритъ, что такая миграція имѣетъ на…

іеніе отъ центра къ периферіи. Сначала всѣ ядра въ хордѣ ;yllium и Pristiurus лежатъ въ центрѣ хорды и затѣмъ иигрируютъ къ периферіи. У стерлядей перемѣщеніе ядеръ е имѣетъ такого характера, какъ у описанныхъ Бальфоомъ поперечноротыхъ, такъ какъ ядра и протоплазма хорльныхъ клѣтокъ у нихъ никогда не группируются въ ентрѣ хорды. Въ этомъ отношеніи стерляди представляютъ кодство съ Torpedo, который выдѣленъ Бальфоромъ въ особый типъ, относительно развитія хорды.

ПЕРВИЧНЫЕ СЕГМЕНТЫ И БОКОВЫЯ ПЛАСТИНКИ.

Измѣненія формы первичныхъ сегментовъ были уже писаны выше; намъ остается разсмотрѣть гистологическія змѣненія этѣхъ важныхъ частей мезодерма.

Во время замыканія спинномозговой бороздки первичные егменты состоятъ изъ одинаковыхъ многогранныхъ клѣтокъ; ъ скоромъ времени однако клѣтки, лежащія на сторонѣ, прилегающей къ хордѣ и нервной системѣ, удлиняются и принимаютъ форму многогранныхъ столбиковъ. (фиг. 48 и 61) Іерезъ нѣкоторый промежутокъ времени между первичными егментами и хордою появляется, какъ выше уже было казано, масса клѣтокъ, которую мы назвали скелетородымъ слоемъ. Для изученія первыхъ стадій развитія скелетороднаго слоя лучше всего горизонтальные разрѣзы, такъ акъ на поперечныхъ разрѣзахъ, вслѣдствіе незначительной толщины скелетороднаго слоя въ первыхъ стадіяхъ его азвитія, онъ съ трудомъ можетъ быть замѣченъ.

Фиг. 79 и 80 представляютъ два горизонтальныхъ разрѣза въ двухъ послѣдовательныхъ стадіяхъ развитія зародыа. На фиг. 79 скелеторecho родный слой только что начинаетъ юбразоваться (фиг. 79 Sgsch) Онъ лежитъ въ видѣ одного

ряда круглыхъ клѣтокъ между хордою и первичными сегментами. Каждому первичному сегменту соотвѣтствуетъ нѣсколько клѣтокъ (отъ 3—4); между сегментами находится промежутокъ, въ которомъ скелетороднаго слоя нѣтъ. Фиг. 80 представляетъ болѣе позднюю стадію развитія, когда скелетородный слой вслѣдствіе размноженія клѣтокъ начинаетъ утолщаться и образуетъ уже, вслѣдствіе сліянія своихъ отдѣловъ, цѣльную, непрерывную клѣтчатную массу вокругъ хорды.

Хотя мнѣ не удалось видѣть отдѣленіе клѣтокъ скелетороднаго слоя отъ первичныхъ сегментовъ, но едва ли можно сомнѣваться въ томъ, что въ образованіи скелетороднаго слоя принимаютъ главное участіе первичные сегменты. Въ пользу этого говорятъ всѣ, извѣстные изъ эмбріологіи другихъ позвоночныхъ животныхъ, факты, и кромѣ того появленіе скелетороднаго слоя не въ видѣ непрерывной массы, а въ видѣ отдѣловъ, соотвѣтствующихъ по своему положенію первичнымъ сегментамъ. Если бы этотъ слой образовался независимо отъ первичныхъ сегментовъ, то чѣмъ бы можно было объяснить это соотвѣтствіе? Помимо этого клѣтки скелетороднаго слоя лежатъ какъ разъ противъ клѣтокъ внутренняго края первичныхъ сегментовъ, что можетъ также служить доказательствомъ генетической связи ихъ съ послѣдними.

Измѣненія первичныхъ сегментовъ, ведущія въ концѣ концевъ у всѣхъ позвоночныхъ къ обособленію мускульныхъ пластинокъ и скелетороднаго слоя [1], представляютъ

---

(1) Называя массу клѣтокъ, лежащую между мускульными пластинками и центральными органами «скелетороднымъ слоемъ» я долженъ замѣтить, что аналогичная часть у другихъ позвоночныхъ называется различными эмбріологами различно Келликеръ называетъ ихъ «eigentliche Urwirbel» *Бальфоръ* у поперечноротыхъ рыбъ называетъ ихъ «зачатками позвонковъ (vertebral rudiment).

днако въ разныхъ классахъ позвоночныхъ животныхъ отли-
я, имѣющія морфологическій интересъ. Въ этомъ отноше-
іи мы встрѣчаемъ опять то же различіе между ганоидами
поперечноротыми рыбами, которое мы замѣтили относи-
эльно развитія головнаго мозга у обоихъ этихъ порядковъ
ыбъ. Поперечноротыя рыбы и ганоиды отличаются другъ
гъ друга тѣмъ, что у первыхъ первичные сегменты полые,
вторыхъ нѣтъ. Полость является у ганоидъ послѣ того
же, когда первичные сегменты распадаются на скелето-
эдный слой и мускульныя пластинки; эта полость является
ь мускульныхъ пластинкахъ и объусловливается различ-
ымъ направленіемъ роста мускульныхъ клѣтокъ. У попе-
эчноротыхъ рыбъ полость является очень рано, раньше
ѣмъ образуется полость тѣла въ боковыхъ пластинкахъ (1).
ъ этомъ отношеніи поперечноротыя рыбы представляютъ
:одство съ высшими позвоночными животными, напр. пти-
іми, у которыхъ также въ извѣстный періодъ развитія въ
эрвичныхъ сегментахъ появляется полость. Этимъ однако
раничивается сходство. Образованіе скелетороднаго слоя
цетъ у поперечноротыхъ рыбъ совершенно аналогично съ
ноидами и отлично отъ высшихъ позвоночныхъ. У птицъ,

(1) *Гисъ*, *Фостеръ* и *Бальфоръ* отрицаютъ присутствіе полости
первичныхъ позвонкахъ и полагаютъ, что вмѣсто ея находятся клѣтки
іѣе прозрачныя, чѣмъ остальныя клѣтки первичныхъ позвонковъ. Я
лагаю, что различіе въ мнѣніи *Келликера* съ одной стороны, *Гиса*,
льфора и *Фостера* съ другой можетъ быть объяснено тѣмъ, что
кдый изъ нихъ говоритъ о различныхъ стадіяхъ развитія. Изъ сличенія
:унковъ Кёлликера и Бальфора можно придти къ заключенію, что по-
:ть въ первичныхъ позвонкахъ у птицъ существуетъ и появляется на
тій день развитія и что эта полость образуется по всей вѣроятности
езъ разжиженіе центральнаго слоя первичныхъ позвонковъ. (Сравн.
lliker Entwukelungsgeschichte des Mensch. etc. фиг. 86, 139, 140 и
1 и *Foster n Balfour* Grundzüge der Entwick. der Thiere фиг 20 и
. 44. На послѣдней фигурѣ полость въ мускульныхъ пластинкахъ
личается очень ясно).

по *Келликеру*, *Бальфору* и *Фостеру* и др., первичные сегменты (или первичные позвонки, какъ ихъ называютъ) представляютъ сначала плотныя тѣла; впослѣдствіи, по наблюденіямъ *Келликера*, внутри первичныхъ позвонковъ появляется полость, которая, какъ замѣчаетъ Келликеръ, можетъ быть соотвѣтствуетъ полости лежащей между боковыми пластинками (¹) Послѣ образованія полости нижняя стѣнка первично сегментнаго пузыря утолщается внутрь полости и наполняетъ послѣднюю совсѣмъ. Разрастающаяся нижняя стѣнка образуетъ часть, аналогичную скелетородному слою стерляди,—собственно первичные позвонки Келликера, верхняя же стѣнка первоначальнаго первично-сегментнаго пузыря превращается въ мускульную пластинку. Такимъ образомъ скелетородный слой у птицъ происходитъ вслѣдствіе дифференцированія первичныхъ сегментовъ на внѣшнюю и внутреннюю части, изъ которыхъ первая служитъ началомъ мускульныхъ пластинокъ, вторая—первичныхъ позвонковъ или скелеторcostнаго слоя. У поперечноротыхъ рыбъ (²) такого раздѣленія не существуетъ, такъ какъ у нихъ скелетородный слой (vertebral rudiment Balfour) образуется черезъ отдѣленіе извѣстнаго количества клѣтокъ на внутренней поверхности первичныхъ сегментовъ, т. е. такимъ же точно образомъ, какъ и у стерлядей.

Особенности въ образованіи скелетороднаго слоя у птицъ и у рыбъ (поперечноротыхъ и ганоидъ) нисколько однако не нарушаютъ общей аналогіи этого процесса у всѣхъ классовъ позвоночныхъ животныхъ. Они не касаются сущности самаго процесса; у всѣхъ позвоночныхъ скеле-

---

(¹) Kölliker Entwick des Menschen etc. стр. 214 и 215.

(²) *Balfour* Development of Elasmobranch Fisches (Journ. of An. and Phys. Vol. XI стр. 138 и Pl. VI фиг. 10.

родный слой и мускульныя пластинки образуются изъ первичныхъ сегментовъ, и различія между представителями отдѣльныхъ классовъ въ этомъ отношеніи сводятся на количественныя различія обѣихъ этѣхъ частей первичныхъ сегментовъ. У поперечноротныхъ рыбъ и ганоидъ преобладающею частью остаются мускульные пластинки, у высшихъ позвоночныхъ—скелетородный слой. Преобладаніе мускульныхъ пластинокъ передъ скелетороднымъ слоемъ у рыбъ и обратное явленіе у птицъ можетъ быть въ свою очередь объяснено сильнымъ развитіемъ у первыхъ боковыхъ туловищныхъ мышцъ (M. laterales), которыя цѣликомъ образуются изъ мускульныхъ пластинокъ, и которыя у высшихъ позвоночныхъ сравнительно гораздо менѣе развиты. Разсматривая весь процессъ дифференцированія первичныхъ сегментовъ въ рядѣ позвоночныхъ животныхъ, начиная съ ганоидъ, мы должны принять, что ганоиды представляютъ и въ этомъ отношеніи примитивное состояніе; первичные сегменты ихъ не имѣютъ полостей и въ этомъ отношеніи соотвѣтствуютъ первоначальному виду первичныхъ сегментовъ поперечноротыхъ рыбъ. Образованіе полостей у послѣднихъ составляетъ шагъ впередъ, который ведетъ къ высшему типу птицъ и проч., а превращеніе большей части первичныхъ сегментовъ въ скелетородный слой составляетъ дальнѣйшій процессъ усложненія, свойственный уже главнымъ образомъ только представителямъ высшихъ классовъ позвоночныхъ животныхъ.

С к е л е т о р о д н ы й с л о й, являющійся у стерлядей сначала въ видѣ тонкаго слоя по бокамъ хорды, впродолженіи слѣдующихъ стадій развитія разрастается вверхъ и внизъ. Боковыя части его, прилегающія сбоковъ къ хордѣ и спинному мозгу, составляютъ зачатокъ скелета, спинномозговыхъ нервовъ и межпозвоночныхъ кровеносныхъ со-

судовъ (arteriae et venae intervertebrales). Всѣ эти органы за исключеніемъ сосудовъ, развиваются только во время пост-эмбріональнаго развитія и будутъ описаны въ 2-й части. Осевая часть скелетороднаго слоя разрастается подъ хордою и въ ней, во время эмбріональнаго развитія, происходятъ важныя измѣненія: образованіе большихъ кровеносныхъ сосудовъ.

Главные артеріальные и венозные стволы образуются не сразу. Сначала появляется аорта; она видна на поперечныхъ разрѣзахъ въ довольно раннихъ стадіяхъ развитія зародыша. Къ сожаленію, я не имѣлъ случая наблюдать перваго момента ея образованія Въ стадіи, нарисованной на фиг. 62, она является уже въ видѣ канала, съ овальнымъ поперечнымъ разрѣзомъ, лежащаго подъ хордою. Она отдѣляется отъ хорды подхордальнымъ стволомъ клѣтокъ, о которомъ было сказано выше. Стѣнки аорты состоятъ изъ сплющенныхъ клѣтокъ скелетороднаго слоя; потому не можетъ быть сомнѣнія, что аорта образуется изъ этого слоя. Просвѣтъ аорты въ это время еще довольно узокъ; онъ становится гораздо шире въ слѣдующей стадіи развитія (фиг 63). Въ это же время начинается уже образованіе венъ. Кардинальныя вены, соединяющіяся, какъ извѣстно, въ задней части тѣла въ общую вертебральную вену, образуются подъ аортою. Фиг. 63 представляетъ поперечный разрѣзъ задней туловищной части зародыша въ то время, когда вены только начинаютъ образоваться.

Выше было уже сказано, что въ осевой части зародыша скелетородный слой непосредственно прилегаетъ къ энтодерму, и что, по мѣрѣ выростанія спины вверхъ, боковыя пластинки подвигаются въ осевой части. Въ стадіи, изображенной на фиг. 62, внутренніе концы боковыхъ пластинокъ доходятъ до Вольфовыхъ каналовъ. На фиг. 63 они прохо-

дятъ подъ Вольфовыми каналами и загибаются нѣсколько кверху. Это движеніе боковыхъ пластинокъ замѣтно въ задней части туловища болѣе, чѣмъ въ передней (сравни фиг. 63 и 63 A, Pb, Ucb). Какъ въ задней, такъ и въ передней части скелеторогдный слой, прилегающій къ энтодерму, ограничивается сбоковъ боковыми пластинками.

Развитіе венъ начинается тѣмъ, что осевая часть энтодерма, въ видѣ довольно значительнаго выступа, растетъ вверхъ и вдавливается мало по малу въ массу скелеторогднаго слоя. Такая именно первоначальная стадія развитія представлена на фиг. 63 и 63 A. Клѣтки энтодерма и мезодерма очень легко могутъ быть различаемы другъ отъ друга, благодаря различному богатству ихъ желточными зернышками. Такъ какъ желточныя зернышки не окрашиваются ни карминомъ, ни гематоксилиномъ, то всегда на окрашенныхъ препаратахъ клѣтки энтодерма являются желтоватыми, клѣтки мезодерма—лиловыми. Вокругъ выдающагося выступа энтодерма располагаются клѣтки мезодерма, которыя уже въ этой стадіи развитія образуютъ нѣчто вродѣ желобка, опрокинутаго вверхъ и переполненнаго энтодермальными клѣтками (фиг. 63 Uc). Энтодермальный выступъ происходитъ вслѣдствіе энергичнаго размноженія клѣтокъ осевой части энтодерма. Тѣ изъ этѣхъ клѣтокъ, которыя лежатъ ближе къ стѣнкѣ пищеварительнаго канала (энтодерму), сплочены довольно тѣсно; на верхушкѣ выступа онѣ очевидно начитаютъ разъединяться, принимаютъ шарообразную форму, вообще имѣютъ видъ совершенно сходный съ кровяными шариками. Протоплазма ихъ набита желточными зернышками; онѣ снабжены ядромъ, которое становится очень явственнымъ отъ гематоксилина. Этѣ клѣтки и превращаются впослѣдствіи въ кровяныя шарики. Превращеніе идетъ отъ основанія выступа къ верхушкѣ,

такъ что на верхушкѣ (фиг. 63 А) желобокъ мезодерма не плотно прилегаетъ къ энтодермальному выступу. Между первымъ и послѣднимъ остается полость, въ которой свободно могутъ двигаться разъединившіяся энтодермальныя клѣтки, превратившіяся въ кровяныя шарики. Мезодермальный желобокъ впослѣдствіи превращается въ стѣнку вены. Въ такомъ видѣ, въ какомъ онъ представленъ на фиг. 63 А, онъ можетъ уже функціонировать какъ сосудъ, не смотря на то, что онъ еще не превратился въ трубку. Полость его, обращенная къ энтодерму, совершенно закрыта энтодермальнымъ выступомъ. Для болѣе плотнаго запиранія ее снизу, энтодермъ, подходя къ боковымъ пластинкамъ расширяется и плотно прилегаетъ къ боковымъ пластинкамъ (фиг. 63 А). Съ помощью такого приспособленія образующаяся, но еще не замкнутая вена представляетъ уже въ этой стадіи развитія трубку, одна стѣнка которой состоитъ изъ энтодерма, остальныя—изъ мезодерма. Кровяные шарики, по мѣрѣ изъ образованія, подвигаются сзади на передъ къ сердцу; въ замѣнъ ихъ образуются на днѣ энтодермальнаго выступа новые, до тѣхъ поръ пока не потратится весь матеріалъ, служащій для ихъ образованія. Рядомъ съ потребленіемъ этого матеріала, края мезодермальнаго желобка мало по малу сближаются до тѣхъ поръ, пока изъ желобка не образуется трубка, составляющая венозный сосудъ. Весь процессъ образованія вены оканчивается къ концу эмбріональнаго развитія. Къ этому же времени образуются и интервертебралныя артеріи и вены. Топографическое распредѣленіе ихъ будетъ описано во второй части.

Гетте, разсматривая вопросъ объ образованіи кровеносныхъ сосудовъ, приходитъ къ совершенно справедливому заключенію, что разногласіе относительно способа развитія сосудовъ у различныхъ животныхъ объусловливается боль-

шимъ разнообразіемъ въ самомъ развитіи этихъ органовъ. Онъ различаетъ по способу развитія три формы сосудовъ: первичные (главные стволы), вторичные сосуды и желточные вены. Первые происходятъ въ видѣ промежутковъ интерстиціельной ткани, ограниченныхъ клѣтками этой ткани и наполненныхъ жидкимъ содержимымъ; клѣтки, ограничивающія эти промежутки, превращаются въ стѣнки сосудовъ. Вторичные сосуды (къ которымъ относятся волосные сосуды) происходятъ вслѣдствіе разжиженія и вакуолизаціи центральныхъ частей ряда клѣтокъ, при чемъ стѣнки этихъ сосудовъ образуются изъ периферическихъ частей вакуолизированныхъ клѣтокъ. Желточныя вены происходятъ въ сущности также, какъ большія вены у стерлядей. Сначала переферическія желточныя клѣтки (клѣтки энтодерма стерлядей), дѣлятся и образуютъ кучки клѣтокъ, которыя Гетте называетъ кровяными островками; онѣ служатъ зачатками кровяныхъ шариковъ. Вокругъ каждаго островка, выпячивающагося, какъ энтодермальный выростъ, по направленію къ мезодерму, образуются изъ висцеральнаго листа мезодерма оболочки, которыя превращаются въ стѣнки желточныхъ венъ. *Гетте* принимаетъ, что кровяные шарики образуются исключительно изъ желточныхъ клѣтокъ (кровяныхъ островковъ) и впослѣдствіи переносятся желточными венами къ сердцу. Это заключеніе кажется мнѣ не совершенно доказаннымъ относительно Bombinator. Что же касается стерляди, то тутъ оно положительно не оправдывается. Кромѣ описаннаго способа образованія кровяныхъ шариковъ изъ энтодерма, мы будемъ имѣть случай познакомиться съ другими способами образованія ихъ въ другихъ органахъ, напр. въ сердцѣ, гдѣ они происходятъ не изъ энтодерма, а изъ мезодерма. Такой же способъ развитія ихъ весьма вѣроятенъ также и для волосныхъ сосудовъ.

Послѣ отдѣленія скелетороднаго слоя, мускульныя пластинки измѣняются. Клѣтки ихъ, которыя имѣли прежде многоугольную форму, теперь удлиняются. Большая часть ихъ и именно тѣ, которыя прилегаютъ къ хордѣ, растутъ въ поперечномъ направленіи, перпендикулярно къ продольной оси зародыша. Клѣтки внѣшняго слоя мускульныхъ пластинокъ растутъ, напротивъ, параллельно продольной оси тѣла зародыша. Какъ тѣ, такъ и другія служатъ для образованія мышечныхъ волоконъ. Удлиненіе клѣтокъ замѣтно уже на фиг. 62. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 63 Мр. 77 и 78) въ мускульныхъ пластинкахъ можно уже ясно различить мускульныя клѣтки. Превращеніе клѣтокъ мускульныхъ пластинокъ въ мускульныя клѣтки связано съ измѣненіемъ ихъ протоплазмы, которое совершается только къ концу развитія. Протоплазма клѣтокъ дифференцируется въ корковый и центральный слои. Первый является сначала въ видѣ чрезвычайно тонкой оболочки на протоплазмѣ, отличающейся отъ послѣдней болѣе сильной преломляемостью свѣта; онъ не окрашивается гематоксилиномъ и состоитъ изъ однороднаго блестящаго вещества. Къ концу развитія въ периферическомъ слоѣ становится замѣтною поперечная полосатость, происходящая вслѣдствіе того, что онъ распадается на чередующіяся темныя и свѣтлыя частички. (фиг. 77 и 78). У совершенно развившагося зародыша периферическій поперечнополосатый слой еще чрезвычайно тонокъ; напротивъ центральный слой значительно преобладаетъ. Во время пост-эмбріональнаго развитія это отношеніе слоевъ измѣняется въ обратномъ направленіи.

Въ центральномъ слоѣ мышечныхъ клѣтокъ всегда находится по нѣскольку ядеръ (фиг. 77 и 78), присутствіе которыхъ можетъ быть легко константировано на препаратахъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ. Не смотря на всѣ

мои старанія рѣшить вопросъ, происходятъ ли мускульныя клѣтки изъ одной или изъ многихъ клѣтокъ, я не могъ придти ни къ какимъ положительнымъ результатамъ. Прежде я полагалъ, что каждая мускульная клѣтка развивается изъ одной клѣтки мышечныхъ пластинокъ. Въ настоящее время, мнѣ этотъ способъ развитія кажется менѣе вѣроятнымъ во 1-хъ потому, что въ мускульныхъ клѣткахъ съ самаго начала ихъ образованія можно различить по нѣскольку ядеръ, въ 2-хъ потому, что клѣтки мышечныхъ пластинокъ въ болѣе раннихъ стадіяхъ развитія (напр. въ стадіи, нарисованной на фиг. 62) сливаются другъ съ другомъ. Оба эти обстоятельства дѣлаютъ болѣе вѣроятнымъ многоклѣтное образованіе мышечныхъ волоконъ; съ бо́льшею достовѣрностью такое многоклѣтное образованіе можетъ быть доказано въ мышцахъ головы, которыя развиваются во время пост-эмбріональнаго развитія.

Боковыя пластинки состоятъ во время замыканія нервной бороздки изъ двухъ слоевъ клѣтокъ и соединяются съ первичными сегментами при помощи двухъ полосокъ клѣтокъ, лежащихъ подъ Вольфовыми каналами. Этѣ полоски мы назвали выше промежуточнымъ слоемъ и видѣли, что въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія онѣ изчезаютъ. Вѣроятно промежуточный слой сливается впослѣдствіи съ скелетороднымъ слоемъ и превращается въ часть послѣдняго. Послѣ исчезанія промежуточнаго слоя, боковыя пластинки объособляются отъ первичныхъ сегментовъ и развиваются какъ совершенно отдѣльныя части мезодерма. Въ это время между обоими слоями боковыхъ пластинокъ образуется полость, которая составляетъ *полость тѣла*. При этомъ верхній слой получаетъ значеніе *паріетальнаго* или кожноволокнистаго слоя, нижній—*висцеральнаго* или кишечноволокнистаго слоя. Висцеральный и паріетальный листы соединены другъ съ

другомъ на внутреннемъ краѣ боковыхъ пластинокъ, который, какъ мы видѣли выше, съ теченіемъ времени раст... по направленію къ осевой части мезодерма, подходитъ по... мускульныя пластинки, а въ задней части зародыша заг... бается подъ Вольфовыми каналами.

Впродолженіи всего эмбріональнаго періода боков... пластинки растутъ со спинной стороны на брюшную и только послѣ вылупленія зародыша сходятся на брюшн... сторонѣ вмѣстѣ. Полость тѣла, заключенная между висц... ральнымъ и паріетальнымъ слоями, имѣетъ различные р... мѣры въ туловищной и въ хвостовой части зародыша. В туловищѣ она является (на поперечныхъ разрѣзахъ) въ в... дѣ едва замѣтной щели; въ хвостовой части она значитель... больше. Это происходитъ оттого, что въ туловищной части с... сдавливается снизу массою энтодерма—кишечножелѣзисты... зачаткомъ. Тамъ, гдѣ этого давленія нѣтъ, т. е. въ хвост... вой части зародыша, гдѣ энтодермъ является въ видѣ тр... ки, полость тѣла имѣетъ гораздо большіе размѣры.

ВОЛЬФОВЫ КАНАЛЫ.

Мы оставили зачатки Вольфовыхъ каналовъ въ в... двухъ плотныхъ снуровъ, идущихъ въ продольномъ напр... леніи между первичными сегментами и боковыми пласти... ками. (фиг. 47 Wg). Зачатки Вольфовыхъ каналовъ рост... назадъ, а передній конецъ изъ загибается надъ передн... первичнымъ сегментомъ. Ростъ Вольфовыхъ каналовъ н... задъ идетъ сначала почти параллельно съ раздѣленіе... пластинки первичныхъ сегментовъ на отдѣльные первичн... сегменты, впослѣдствіе же Вольфовы каналы растутъ бы... рѣе, и въ стадіи, изображенной на фиг. 54 и 55, они у... сходятся другъ съ другомъ позади Русконіева отверстія. В...

это время еще далеко не вся масса пластинокъ первичныхъ сегментовъ раздѣлена; задняя часть ихъ еще цѣльная. Во время роста Вольфовыхъ каналовъ назадъ, передній конецъ ихъ удлиняется и изгибается въ петлю, которая растетъ по мѣрѣ развитія зародыша. Начало этого изгиба замѣтно очень рано: еще до образованія головной пластинки, какъ это видно на фиг. 54 Въ то время передняя часть Вольфовыхъ каналовъ имѣетъ горизонтальное положеніе. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 55) она изгибается уже въ видѣ крючка. Въ этой послѣдней стадіи въ толщѣ Вольфовыхъ каналовъ становится замѣтнымъ узкій просвѣтъ, происходящій вслѣдствіе того, что зачатки ихъ становятся полыми. Полость ихъ доходитъ до передняго загнутаго конца, который въ это время является еще слѣпымъ. Въ слѣдующей стадіи (фиг. 56 Wg) уже снаружи можно замѣтить, что передній конецъ Вольфовыхъ каналовъ открывается въ полость тѣла. Сначала закругленный, конецъ ихъ становится срѣзаннымъ, а стѣнки ихъ непосредственно переходятъ въ стѣнки полости тѣла. Всѣ дальнѣйшія измѣненія Вольфовыхъ каналовъ во время эмбріональнаго развитія не представляютъ особенной важности.

Вольфовы каналы, соединяющіеся другъ съ другомъ позади Рускопіеваго отверстія, сохраняютъ и въ послѣдующихъ стадіяхъ развитія то же самое отношеніе къ задней части пищеварительнаго канала, какъ и сначала. Когда образуется хвостъ, и когда въ хвостъ входитъ первичная пищеварительная полость, то Вольфовы каналы также продолжаются за него, и мѣсто ихъ соединенія остается по прежнему позади соединительнаго канала нервной и пищеварительной трубокъ. Когда задняя часть пищеварительнаго канала открывается наружу заднепроходнымъ отверстіемъ, соединенные Вольфовы каналы также получаютъ наружное

выводящее отверстіе. Это отверстіе лежитъ какъ разъ позади заднепроходнаго и слѣдовательно сохраняетъ къ послѣднему то же отношеніе, какъ въ предыдущихъ стадіяхъ задній конецъ Вольфовыхъ каналовъ къ Русконіеву отверстію.

Гистологическія измѣненія Вольфовыхъ каналовъ чрезвычайно просты. Въ той стадіи развитія, когда эти каналы являются въ видѣ плотныхъ снуровъ, на поперечныхъ разрѣзахъ ихъ можно замѣтить, что у нихъ центральныя клѣтки меньше и площе периферическихъ (фиг. 47 Wg). Въ нижней части снуровъ клѣтки становятся уже удлиненными и принимаютъ цилиндрическую форму. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 48) всѣ уже клѣтки цилиндрическія, и внутри плотнаго зачатка появляется овальная полость. Мнѣ не удалось рѣшить вопроса: происходитъ ли эта полость черезъ разрушеніе центральныхъ клѣтокъ, или черезъ перемѣщеніе всѣхъ клѣтокъ зачатка? Я склоняюсь болѣе къ второму, такъ какъ на разрѣзахъ мнѣ не приходилось видѣть внутри Вольфовыхъ каналовъ ничего, что бы могло указать на разрушеніе центральныхъ клѣтокъ ихъ зачатка.

Головныя и глоточныя пластинки.

Выше было уже сказано, что, во время образованія ротоваго углубленія, мезодермъ головы распадается на три части, отдѣленныя другъ отъ друга углубленіями экзодерма: переднюю, среднюю и боковыя. Первая составляетъ зачатокъ перекардіальнаго мѣшка и сердца и будетъ разсмотрѣна особенно; остальныя двѣ части составляютъ зачатки скелета, нервовъ, сосудовъ и мышцъ головы. Изъ средней части мезодерма образуется собственно черепная коробка, мускулы, нервы и сосуды, принадлежащіе къ черепу. Боковыя

части идутъ на образованіе жаберныхъ дугъ съ мышцами и сосудами, принадлежащими къ нимъ. Среднюю часть головнаго мезодерма мы можемъ назвать головными, боковыя части—глоточными пластинками.

Во время зародышевой жизни стерляди голова развивается очень слабо. У вылупившейся рыбки она имѣетъ форму маленькаго бугорка. Соотвѣтственно такому слабому развитію головы, органы, происходящіе изъ мезодерма головы, развиваются также слабо. Черепъ, также какъ и позвоночникъ, начинаетъ образоваться только послѣ вылупленія стерляди изъ яйца и является не вполнѣ развитымъ даже на третьемъ мѣсяцѣ пост-эмріональной жизни. Въ періодъ эмбріональнаго развитія головные и глоточные пластинки состоятъ изъ рыхлой ткани, совершенно подобной скелетородному слою, и не представляютъ еще никакихъ слѣдовъ дальнѣйшаго дифференцированія. Поэтому намъ предстоитъ теперь разсмотрѣть только топографическое положеніе головныхъ пластинокъ и особенныя провизорныя образованія, полости, появляющіяся въ головныхъ пластинкахъ во время эмбріональнаго періода развитія, которыя мы можемъ назвать головными полостями.

Головныя и глоточныя пластинки составляютъ непосредственное продолженіе пластинокъ первичныхъ позвонковъ. Онѣ состоятъ, какъ и послѣднія, сначала изъ довольно плотной ткани мезодерма, которая къ концу эмбріональнаго періода превращается въ рыхлую ткань вслѣдствіе того, что между клѣтками образуется большое количество межклѣтнаго вещества, а самыя клѣтки принимаютъ звѣздчатую форму. Несмотря на аналогію въ образованіи головной и туловищной части мезодерма (головныхъ—глоточныхъ пластинокъ и первичныхъ сегментовъ), развитіе этѣхъ частей идетъ неравномѣрно. Въ то время, когда первичные сег-

менты распадаются уже на скелетородный слой и мускульныя пластинки, въ головной части мезодерма является не дифференцированная на отдѣльныя зачатки органовъ тканъ. Головныя пластинки (Kppl фиг. 69, 72 и 73) въ задней части головы окружаютъ со всѣхъ сторонъ хорду и, утолщаясь сбоковъ ея, совершенно выполняютъ собою все пространство между эктодермомъ и энтодермомъ головы. Онѣ сопровождаютъ хорду на всемъ протяженіи ея въ головѣ и облекаютъ головной мозгъ снизу и сбоковъ. Верхняя часть головнаго мозга остается совершенно не покрытой мезодермомъ, за исключеніемъ только задней части продолговатаго мозга, надъ которой головныя пластинки сходятся подобно тому, какъ надъ спиннымъ мозгомъ сходятся половины скелетороднаго слоя. Подходя къ переднему концу хорды, нижняя часть головныхъ пластинокъ, спайка головныхъ пластинокъ, какъ ее можно назвать, поднимается въ видѣ поперечной пластинки вверхъ между заднимъ и среднимъ мозговыми пузырями и образуетъ первый зачатокъ сѣдлообразнаго отростка черепа (Sattellehne), который въ видѣ хрящеваго отростка остается на всю жизнь. Передняя часть головныхъ пластинокъ, лежащая передъ хордою, въ сущности чрезвычайно похожа на заднюю и состоитъ, какъ и послѣдняя, изъ осевой, тонкой, и двухъ боковыхъ, утолщенныхъ частей. Первая расположена подъ мозгомъ, другія съ обѣихъ сторонъ мозга. Боковыя части не переходятъ на спинную сторону головы, такъ что передніе головные пузыри также, какъ и задній сверху остаются непокрытыми.

На основаніи присутствія хорды въ задней части головныхъ пластинокъ и отсутствія ея въ передней, головныя пластинки легко могутъ быть раздѣлены на двѣ части, отдѣленныя другъ отъ друга вышеупомянутымъ поперечнымъ (сѣдлообразнымъ) выростомъ. Удерживая весьма удачныя наз-

анія Гегенбаура, предложенныя имъ для обозначенія части черепа поперечноротыхъ рыбъ, мы можемъ переднюю часть назвать превертебральною, заднюю вертебральною частью головныхъ пластинокъ. Изъ первой развивается превертебральная (передняя), изъ второй—вертебральная часть черепа—двѣ части, которыя какъ я замѣтилъ уже въ моемъ предварительномъ сообщеніи [1] имѣютъ различное морфологическое значеніе.

Въ передней части головныхъ пластинокъ, въ довольно ранній періодъ эмбріональнаго развитія, появляются полости, ограниченныя нѣсколько сплющенными клѣтками мезодерма. Этѣ полости я назвалъ выше головными, удерживая при этомъ названіе предложенное Бальфоромъ для подобныхъ полостей поперечноротыхъ рыбъ. У стерлядей я могъ наблюдать такихъ полостей только двѣ пары; обѣ онѣ появляются очень рано, еще въ тотъ періодъ, когда глаза находятся въ состояніи первичныхъ глазныхъ пузырей [2]. Въ то время онѣ имѣютъ незначительную величину; впослѣдствіе же вырастаютъ и достигаютъ maximum своего развитія къ концу эмбріональнаго періода. Фиг. 85 представляетъ этѣ полости (Kh′ и Kh″) въ горизонтальномъ, фиг. 68, 82, 83 и 84 (Kph, Khl) въ продольномъ разрѣзѣ. Обѣ полости лежатъ тотчасъ же позади глазныхъ пузырей, имѣютъ приблизительно овальную форму и растутъ назадъ. Передняя полость больше задней и направляется заднимъ своимъ концомъ нѣсколько кверху; она доходитъ до боковаго края продолговатаго мозга и даетъ отъ себя маленькій отростокъ

---

[1] Прилож. къ 100 прот. Казанск. Общества Естествоиспытателей

[2] На разрѣзѣ фиг. 69, который представляетъ эту именно стадію развитія головныхъ полостей, не видно, такъ какъ разрѣзъ прошелъ передъ ними. У меня находится препаратъ изъ той же стадіи развитія, гдѣ этѣ полости видны уже отлично.

вверхъ. Задняя, гораздо меньшая, чѣмъ первая, имѣетъ гор-зонтальное положеніе.

Бальфоръ [1] считаетъ открытыя имъ головныя пол... поперечноротыхъ рыбъ гомологами полости тѣла (или ...лостями первичныхъ позвонковъ) и придаетъ имъ очень важ... морфологическое значеніе. По его изслѣдованіямъ въ голо... поперечноротыхъ находится 8 паръ головныхъ полостей, к... торыя соотвѣтствуютъ такому же количеству черепныхъ се... ментовъ. Каждый черепной сегментъ характеризуется пр... сутствіемъ отдѣльной пары головныхъ полостей. Если да... этотъ взглядъ Бальфора окажется вѣрнымъ для попереч... ротыхъ рыбъ,—хотя на рисункахъ Бальфора показаны тол... 3 пары полостей,—то онъ не можетъ быть примѣнимъ к... стерлядямъ. Не говоря уже о томъ, что у стерлядей голо... ныя полости являются, въ количествѣ двухъ паръ, только ... передней части головы, т. е. именно въ той части, котора... какъ увидимъ послѣ, не имѣетъ значенія черепнаго сегмен... нѣтъ никакого повода считать этѣ полости за гомологи по... лости тѣла, такъ какъ въ первичныхъ сегментахъ туловищ... у стерляди полостей не образуется. Опредѣлить значеніе го... ловныхъ полостей въ настоящее время чрезвычайно трудн... такъ какъ онѣ до сихъ поръ извѣстны только у попереч... ротыхъ рыбъ и у стерляди. По всей вѣроятности, у други... позвоночныхъ животныхъ встрѣтятся при болѣе подробно... изслѣдованіи различныя видоизмѣненія этихъ интересны... провизорныхъ органовъ, и тогда, конечно, мы будемъ имѣ... извѣстныя фактическія основанія для общихъ выводовъ отно... сительно ихъ морфологическаго значенія.

Измѣненія глоточныхъ пластинокъ, обра... ваніе жаберныхъ дугъ, было уже описано выше, пр...

[1] Journ. of. Anat. and Phys. T. XI стр. 472—482.

исаніи видимыхъ снаружи измѣненій зародыша. Здѣсь я мѣчу только, что образованіе жаберныхъ дугъ происхо- итъ вслѣдствіе вростанія въ массу ихъ складокъ энтодерма. тѣ складки, имѣющія сначала направленіе параллельное раю головы (фиг. 56), прорѣзываютъ толщу мезодерма и ходятъ весьма скоро до экзодерма. Онѣ раздѣляютъ гло- чныя пластинки сначала на двѣ, а потомъ на большее личество параллельно лежащихъ частей, которыя и со- авляютъ зачатокъ будущаго скелета, мышцъ и сосудовъ аберныхъ дугъ. Дальнѣйшее дифференцированіе мезодерма ь жаберныхъ дугахъ происходитъ во время пост-эмбріональ- иго развитія.

РАЗВИТІЕ СЕРДЦА.

Перикардіальная полость и сердце развиваются, какъ азано выше, изъ передней части головнаго мезодерма, от- іленнаго отъ средней (головныхъ пластинокъ) ротовымъ лубленіемъ. Эта часть мезодерма дѣлается довольно рано юзрачнѣе окружающихъ частей, вслѣдствіе образованія въ й полости, которая составляетъ перикардіальную олость. Мнѣ не удалось, къ сожаленію, получить по- речные разрѣзы изъ раннихъ стадій развитія перикар іальной полости, поэтому самый способъ образованія этой лости мнѣ остался неизвѣстнымъ. Я могъ изслѣдовать ее лько въ то время, когда внутри ея началъ образоваться атокъ сердца. Сердце появляется въ видѣ продольной по- ски, идущей по срединѣ перикардіальной полости; перед- і конецъ этой полоски непосредственно переходитъ въ еднюю утолщенную стѣнку перикардіальной полости, зад- : раздѣляется вилообразно на двѣ вѣтви, которыя прев- цаются частью въ ductus Cuvieri, частью въ корень жел- ныхъ венъ (venae omphalo-mesentericae). Когда сердце

начинаетъ свои сокращенія, оно изгибается и получа- форму буквы S.

Фиг. 75 представляетъ поперечный разрѣзъ зароды- въ области перикардіальной полости въ то время, когда за- чинается образованіе сердца. Перикардіальная полость, как видно на разрѣзѣ (фиг. 75 Pcw), образуется ближе къ вн- ней части мезодерма и ограничивается извнѣ только одн- слоемъ сплющенныхъ клѣтокъ. Она представляетъ мѣш- лежащій съ одной стороны на клѣткахъ мезодерма, съ д- гой прилегающій непосредственно къ экзодерму. Перед- стѣнка перикардіальной полости, непосредственно прилега- щая къ экзодерму, состоитъ изъ плоскихъ клѣтокъ; п- переходѣ въ заднюю стѣнку клѣтки возвышаются и явля- въ задней стѣнку въ видѣ большихъ квадратныхъ клѣ- (фиг. 75 Hzw). Мезодермъ, лежащій подъ перикардіал- полостью, проходитъ только подъ заднею стѣнкою ея и ок- чивается въ томъ мѣстѣ, гдѣ задняя стѣнка соединяется с передпею. Въ осевой или средней части перикардіал- полости мезодермъ весьма сильно утолщается; онъ обра- продольное возвышеніе, проходящее по дну перикарді- ной полости и приподнимающее стѣнку ея (фиг. 75 M-

Это возвышеніе есть первый зачатокъ сер- Оно состоитъ изъ двухъ частей: наружнаго слоя клѣ- (фиг. 75 Hzw), составляющаго непосредственное прод- ніе задней стѣнки перикардіальной полости, и внутр- ячейстой массы (фиг. 75 Msh), возвышенія субперикард- наго мезодерма, выполняющаго вполнѣ всю полость б- Первая изъ этѣхъ частей составляетъ зачатокъ мускул- стѣнки сердца, вторая идетъ на образованіе эндотелія сер- и кровяныхъ шариковъ. Клѣтки мускульной стѣнки бол- и блѣдныя; онѣ мало окрашиваются гематоксилиномъ. Кл- эндотеліальнаго зачатка, напротивъ, хорошо окрашива-

мъ веществомъ, имѣютъ мелкозернистую протоплазму и аздо меньше предыдущихъ.

На продольныхъ разрѣзахъ этой стадіи развитія (фиг. можно убѣдиться, что эндотеліальный зачатокъ разви- тся болѣе всего въ задней части сердца; тамъ онъ утол- нъ, по направленію вверхъ дѣлается все ниже и ниже.

Дальнѣйшее развитіе сердца изъ описаннаго продоль- о возвышенія состоитъ въ постепенномъ сближеніи краевъ убившейся стѣнки перикардіальной полости. Зачатокъ дца принимаетъ мало по малу цилиндрическую форму и вращается въ концѣ концовъ въ трубку. Въ такомъ видѣ находимъ его на фиг 76, которая представляетъ попе- ный разрѣзъ зародыша послѣ того, когда начались со- щенія сердца Сердце въ видѣ трубки (Endr) плотно при- аетъ къ задней стѣнкѣ перикардіальной полости, изъ ко- ой оно образуется, и состоитъ изъ двухъ трубокъ, вло- зныхъ другъ въ друга. Наружная трубка (фиг. 76 Hzw) дставляетъ мышечную стѣнку сердца, внутренняя—эндо- іальную. Между обѣими частями сердца находится до- ьно обширная полость, въ которой проходятъ отростки клѣтокъ эндотеліальной трубки, служащіе для соедине- эндотелія съ мускульной стѣнкой. Эндотеліальная трубка, гри полая, происходитъ, очевидно, изъ той части мезо- ма, которая внѣдряется въ видѣ продольнаго возвышенія трь перикардіальной полости и въ предыдущей стадіи зитія являлась въ видѣ плотнаго тѣла. Я не наблю- ь промежуточныхъ стадій развитія между стадіями фиг. и 76, но, судя по отношенію эндотелія и мезодермальнаго ышенія къ мускульному слою въ той и другой стадіи, аю весьма вѣроятнымъ, что переходъ эндотеліальнаго ика въ эндотеліальную трубку происходитъ вслѣдствіе , что центральныя клѣтки зачатка теряютъ связь другъ

съ другомъ и превращаются въ кровяныя шарики. Подтвер-
деніемъ этого вывода можетъ служить то, что въ стадіи
76 находится еще группа клѣтокъ зачатка, прилегающ.
къ задней стѣнкѣ сердца и не успѣвшая превратиться в
кровяныя шарики (фиг. 76). Противъ этого мнѣнія возмож.
возраженіе, состоящее въ томъ, что переходъ эндотелі-
наго зачатка въ состояніе трубки можетъ совершиться всл.
ствіе разрушенія центральныхъ клѣтокъ. Въ такомъ слу
на тѣхъ препаратахъ, на которыхъ образованіе эндотелі
ной трубки еще не совсѣмъ окончилось, мы должны бы
бы встрѣтить какіе либо признаки, указывающіе на раз
шеніе клѣтокъ. Этого мы, однако, не встрѣчаемъ; оста
клѣтокъ эндотеліальнаго зачатка является въ видѣ груп
клѣтокъ, совершенно цѣлыхъ, но отличающихся отъ пре
дущаго ихъ состоянія тѣмъ, что онѣ принимаютъ ша
образную форму. Это измѣненіе формы можетъ указы
только на уничтоженіе связи между клѣтками, но не
разрушеніе самихъ клѣтокъ.

Мускульный слой сердца состоитъ изъ большихъ
вольно высокихъ клѣтокъ, удлиненныхъ и расположен
перпендикулярно продольной оси сердца. Къ концу эм
нальнаго періода въ мускульныхъ клѣткахъ нѣтъ еще и с
поперечной полосатости: этѣ клѣтки нисколько не по
на мышечныя, тѣмъ не менѣе мышечный слой функці
руетъ какъ мышца. Задолго до вылупленія зародыша
яйца сердце сокращается. Сокращенія его сначала мед
и неравномѣрны; они имѣютъ характеръ перистальтичес
движенія, направляющагося отъ задняго конца сердца к
реднему. Въ первое время, когда сердце начинаетъ сок
щаться ритмически, оно совершаетъ до 38 біеній въ м
нуту; впослѣдствіи это число возрастаетъ до 80.

Дѣйствіе нѣкоторыхъ сердечныхъ ядовъ на эмбріональ-
е сердце (селитры, вератрина и дигиталина) совершенно
же, какъ и на готовое сердце, не смотря на то, что въ
бріональномъ сердцѣ не существуетъ еще готовыхъ мышцъ,
говоря уже о нервахъ. 10% растворъ селитры остана-
вваетъ по прошествіи 2½ минутъ сердце въ систолѣ ([1]).
же самое дѣйствіе имѣетъ и вератринъ (5%); дигиталинъ
танавливаетъ сердце въ діастолѣ. Замѣчательное исключе-
представляетъ мускаринъ, который не оказываетъ ника-
го вліянія на сокращенія сердца. При изслѣдованіи ядовъ
сердце я имѣлъ въ виду только общія явленія, произво-
мыя ядами на сердцѣ, и не имѣлъ времени, видоизмѣняя
ытъ, изслѣдовать эти явленія подробнѣе; я долженъ, однако,
мѣтить, что стерляжьи зародыши представляютъ очень
обный объектъ для подобнаго рода опытовъ, такъ какъ
и могутъ быть употреблены въ дѣло безъ всякихъ осо-
нныхъ приготовленій. Яды весьма легко диффундируютъ
резъ оболочку яйца, а дѣйствіе ихъ весьма удобно мо-
тъ быть наблюдаемо подъ микроскопомъ.

Исторія развитія сердца у стерлядей представляетъ много
обенностей сравнительно съ другими позвоночными жи-
тными. Зачатокъ сердца у нихъ плотный, тогда какъ у
угихъ позвоночныхъ животныхъ большинство наблюда-
ей, исключая *Клейна* ([2]), принимаютъ полый зачатокъ.
большинства позвоночныхъ животныхъ: поперечноротыхъ
бъ (*Бальфоръ*), птицъ (Келликеръ, Бальфоръ и Фостеръ,
серъ) и млекопитающихъ (Гензенъ, Келликеръ), зачатокъ
тъ двойной, у стерлядей онъ одинарный. Это послѣднее

([1]) Дѣйствіе селитры на сердце стерляди совершенно тоже, какъ и
сердце куриныхъ зародышей, по наблюденіямъ Вернике (см. Zur Phy-
des embryon Herzens въ Preyer's Samml. phys. Abhand).

([2]) Wiener Sitzungsber. T. 63.

свойство зачатка сердца ставитъ стерлядей ближе къ циклостомъ, костистыхъ рыбъ и амфибій, которые и также одинарный зачатокъ сердца.

Образованіе сердца въ видѣ полаго или плотнаго чатка не представляетъ въ морфологическомъ отношенін щественной разницы. Оно обуславливается бо́льшею меньшею толщиною эндотеліальнаго зачатка, входящаг стороны мезодерма въ углубленіе перикардіальнаго м служащее зачаткомъ мускульнаго слоя сердца. Если зачатокъ будетъ состоять только изъ одного слоя кл онъ будетъ представлять полый зачатокъ эндотелія, и ствіе этого весь зачатокъ сердца будетъ полымъ; если теліальный зачатокъ будетъ утолщенъ, то и зачатокъ се будетъ плотнымъ. Въ эмбріологіи животныхъ, сходныхъ съ другомъ, можно встрѣтить часто рядомъ зачатки повъ полые и плотные, разница между которыми свод на бо́льшую или меньшую толщину какой нибудь част чатка. Гораздо существеннѣе отношеніе зачатка сердц зародышевымъ листамъ. Большинство наблюдателей со относительно происхожденія мускульнаго слоя сердц стѣнки перикардіальной полости (кишечно-волокнистаго перикардіальной или плевроперитонеальной полости). Ч касается до эндотелія сердца, то хотя относительно исхожденія его существуютъ болѣе разнорѣчивыя да но въ настоящее время можно принять, что въ общемъ шинство эмбріологовъ согласно съ тѣмъ, что эндотелій вивается изъ мезодерма. Исключеніе въ этомъ отно представляетъ Гётте, который утверждаетъ энтодерма происхожденіе эндотелія. У стерлядей, какъ мы видѣли, телій образуется изъ мезодерма, и намъ остается тольк яснить отношеніе этой части мезодерма къ остальнымъ стямъ его въ головѣ и туловищѣ зародыша.

Та часть мезодерма, въ которой образуется сердце, состоитъ изъ перикардіальной полости и, лежащаго между нею энтодермомъ, слоя мезодерма, который и образуетъ эндотеліальный зачатокъ. Обѣ этѣ части сердечной области мезодерма какъ въ гистологическомъ, такъ и въ морфологиескомъ отношеніи различны. Что касается перикардіальной олости, то хотя я не видѣлъ соединенія ея съ полостью ѣла, равно какъ и способа образованія ея, но судя по анаогіи съ развитіемъ другихъ животныхъ, считаю весьма вѣюятнымъ, что она представляетъ гомологъ общей полости ѣла. Весьма возможно, что она и образуется такъ, какъ амфибій, черезъ срастаніе боковыхъ пластинокъ на пеюдней части брюшной стороны зародыша. Самая ранняя тадія, которую мнѣ пришлось наблюдать, соотвѣтствуетъ ой стадіи развитія сердца лягушки, которая представляетъ же замкнутую перикардіальную полость (срав. Гетте Entw, ler Unke табл. XIII фиг. 225) съ углубляющеюся внутрь той полости брюшною стѣнкою. По гистологическому троенію, стѣнки перикардіальной полости, особенно передіяя, совершенно соотвѣтствуютъ паріетальному и висцеральому слоямъ боковыхъ пластинокъ. Эндотеліальный зачатокъ, ежащій подъ перикардіальною полостью, загибается по бѣимъ сторонамъ перикардіальной полости кверху къ спиной сторонѣ зародыша и направляется къ глоточнымъ пластинкамъ. По гистологическому своему составу онъ соверденно сходенъ съ глоточными пластинками. Поэтому, я счиаю весьма вѣроятнымъ, что эндотеліальный зачатокъ предгавляетъ продолженіе глоточныхъ пластинокъ. Это заключеіе не находится въ противорѣчіи съ фактами, извѣстными отосительно развитія эндотелія у другихъ животныхъ. По наблюэніямъ Гассера (¹), который описываетъ наиболѣе ранніе стадіи

(¹) *Gasser* Ueber die Entstehung des Herzens bei Vögelembyronen въ ch. f. micr. Anatomie Bd. XIV.

діи развитія сердца цыпленка, эндотелій появляется въ т.н. называемыхъ входныхъ пластинкахъ, fovea cardiaca, и лежи между кишечно-волокнистою пластинкою перикардіальной полости (изъ которой образуется мускульная стѣнка сердца и кишечно-желѣзистымъ листомъ. Хотя *Гассеръ* ничего не говоритъ относительно самаго способа происхожденія эт... эндотеліальнаго зачатка, но на его рисункахъ (фиг. 1, 4 и... таб. XXVI) можно легко замѣтить соединеніе эндотеліальнаго зачатка съ спинною стороною мезодерма, совершенно такъ же, какъ и у стерлядей.

Плотный эндотеліальный зачатокъ стерлядей, какъ... сказалъ выше, превращается въ полую трубку, при чемъ весьма вѣроятно, центральныя клѣтки его превращаются в кровяные шарики. Такое превращеніе также не находи... противорѣчія въ изслѣдованіяхъ другихъ наблюдател... *Клейнъ* ([1]) и потомъ Мельниковъ ([2]) принимаютъ такое пр... вращеніе для зародышей цыпленка.

Бальфоръ ([3]) совершенно справедливо замѣчаетъ, ч... образованіе *двойнаго* зачатка у поперечноротыхъ рыбъ (так... какъ у птицъ и млекопитающихъ) происходитъ вслѣдств... того, что сердце у нихъ происходитъ въ то время, ко... складки кишечно-волокнистаго листа (спланхноплевры) ... замыкаются еще для образованія глотки. Сердце не мож... образоваться въ то время иначе, какъ въ видѣ двойнаго ... чатка. Наблюденія Гассера приводятъ къ тому же выв... Образованіе двойнаго зачатка сердца у поперечноротыхъ рыбъ, птицъ и млекопитающихъ съ одной стороны, и одина... наго у ганоидъ, костистыхъ рыбъ и амфибій съ другой ст...

([1]) Sitzungsber. der Wiener Akad. T. 63.

([2]) Приложеніе къ протоколу 82 засѣданія Общества Естествоиспытателей при Казанскомъ Университетѣ.

([3]) Journ. of. Anat. and Phys. T. XI стр. 688.

:тавляетъ очень интересное морфологическое явленіе. Раз-
іица между ганоидами и поперечноротыми рыбами, и сход-
:тво первыхъ съ низшими формами позвоночныхъ, а вто-
)ыхъ съ высшими указываетъ опять на тоже отношеніе по-
іеречоротныхъ рыбъ къ высшимъ позвоночнымъ животнымъ,
:а которое указываютъ развитіе мозга, измѣненія первич-
ыхъ сегментовъ и проч. Поперечноротыя рыбы и ганоиды,
гоящія такъ близко другъ къ другу въ системѣ рыбъ, пред-
тавляютъ въ эмбріологическомъ отношаніи два различныя
ипа, связанные сходствомъ извѣстныхъ стадій развитія: пер-
ые съ высшими, вторые съ низшими позвоночными живот-
ыми. При разсмотрѣніи дефинитивнаго развитія органовъ
ы будемъ имѣть случай познакомиться съ другими фак-
ıми, указывающими на ту же связь.

3. Энтодермъ и его дериваты.

Послѣ замыканія спинномозговой трубки въ ея средней
ıсти и исчезанія желточной трубки, энтодермъ является въ
ıдѣ пузыря съ тонкою спинною, и очень утолщенною брюш-
)ю стѣнкою, открывающагося наружу Рускопіевымъ отвер-
ʼіемъ (фиг. 49 En′ En″, 50 и 51 En, En′). Спинная стѣнка
о состоитъ изъ одного только слоя клѣтокъ и ограничи-
етъ его полость со спинной стороны; брюшная вдается
утрь въ видѣ значительнаго бугра и состоитъ изъ массы
ѣтокъ, чрезвычайно богатыхъ желточными зернышками.
:лѣдствіе скопленія клѣтокъ на брюшной сторонѣ энто-
)ма, первичная пищеварительная полость имѣетъ въ про-
ıьномъ разрѣзѣ полулунную форму (фиг. 49, 50 и 51 Pd).
а простирается подъ эмбріональнымъ зачаткомъ, и ши-
ıа ея легко можетъ быть опредѣлена снаружи, такъ какъ
:овыя границы зародышеваго щита или эмбріональпаго

14

зачатка совершенно соотвѣтствуютъ ея боковымъ гра-
цамъ.

Вмѣстѣ съ раздѣленіемъ эмбріональнаго зачатка на г-
ловную, туловищную и хвостовую части, въ первичной п-
щеварительной полости, слѣдовательно и въ энтодермѣ, так-
могутъ быть различаемы передній, средней и задній отд-
изъ которыхъ каждый даетъ начало особенному отдѣлу п-
щеварительнаго канала. Изъ передняго отдѣла образуе-
глоточная часть пищеварительнаго канала, средній отд-
идетъ на образованіе средней части пищеварительнаго к-
нала (желудка и средней кишки), задній отдѣлъ, котор-
въ первое время послѣ замыканія бороздки является въ ви-
короткаго цилиндрическаго канала, открывающагося Рус-
ніевымъ отверстіемъ, даетъ начало задней кишкѣ. Такъ ка-
каждый изъ этихъ отдѣловъ имѣетъ свои особенности въ р-
витіи, то мы можемъ разсмотрѣть ихъ въ отдѣльности.

Передній отдѣлъ энтодерма—глоточная полость—о-
особляется вмѣстѣ съ объособленіемъ головы. Она рас-
въ видѣ слѣпаго отростка подъ продолговатымъ мозг-
впередъ на встрѣчу къ образующемуся со стороны экзод-
ротовому углубленію (фиг. 81 Schlh). Передній слѣпой к-
нецъ ея, болѣе толстый, чѣмъ остальныя ея стѣнки, под-
къ заднему концу ротоваго углубленія, охватываетъ его
всѣхъ сторонъ и сливается съ нимъ (фиг. 81). Между -
нимъ концомъ ротоваго углубленія и переднимъ глоточ-
полости находится въ послѣднихъ стадіяхъ эмбріональ-
развитія только утолщенная передняя стѣнка глоточной -
лости. Въ началѣ постъ-эмбріональго развитія она раз-
шается, и пищеварительная полость открывается наружу о-
верстіемъ рта. Боковыя стѣнки глоточной полости идутъ н-
образованіе жабернаго аппарата. Еще въ ранній період-
эмбріональнаго развитія онѣ даютъ въ стороны сначала

ары отростковъ съ чрезвычайно узкою полостью, напраіяющихся въ стороны и вверхъ къ экзодерму и прорѣзыющіе на пути своемъ мезодермъ. Эти отростки, которые і можемъ назвать жаберными мѣшками, составляютъ наіло будущихъ жаберныхъ щелей (фиг. 83 части энтодерма ежду I, II, III и IV). Каждый жаберный мѣшокъ, врѣзыясь въ мезодермъ глоточныхъ пластиновъ, отдѣляетъ въ мъ пластинку, которая составляетъ зачатокъ жаберной ги. Къ концу эмбріональнаго развитія жаберные мѣшки астаются съ соотвѣтственными имъ частями экзодерма. ь мѣстахъ срастанія образуются въ началѣ пост-эмбріоыьго развитія щели,—жаберныя щели. Энтодермъ жаберіхъ мѣшковъ и экзодермъ, лежащій сверху соотвѣтственіхъ глоточныхъ дугъ, превращаются въ эпителій жаберіхъ дугъ.

Средній отдѣлъ энтодерма простирается подъ всей тувищной частью зародыша (фиг. 49 En′ En″ 50 и 51) и стоитъ изъ тонкой спинной и толстой брюшной стѣнки. ежде мы видѣли уже, что спинная стѣнка первичной пиваритеіьной полости даетъ начало въ своей осевой части умъ образованіямъ: сначала субхордальной полоскѣ и слѣдствіи осевому утолщенію, изъ котораго образуются вяные шарики. Субхордальная полоска образуется вскорѣ лѣ замыканія спинномозговой трубки и является въ видѣ ольно тонкаго шнура, состоящаго первоначально, какъ ко можно убѣдиться на разрѣзахъ, только изъ двухъ ряъ клѣтокъ (фиг. 61 Snch). Въ такомъ видѣ субхордаль- полоска остается въ продолженіи всего эмбріональнаго витія. Она измѣняется спустя долгое время послѣ вылуія зародыша изъ яйца. У трехмѣсячныхъ рыбокъ можно видѣть, что она превращаеся въ ligamentum longitudi- inferius. Дальнѣйшее развитіе ея будетъ описано во

2-й части этого сочиненія. Утолщеніе энтодерма, служа... для образованія кровяныхъ шариковъ, было уже опис... выше при описаніи развитія венъ.

Брюшная стѣнка средняго отдѣла первичной пище... рительной полости претерпѣваетъ во время эмбріональн... развитія значительныя измѣненія. Вскорѣ послѣ замыка... спинномозговой трубки, клѣтки брюшной части энтод... теряютъ ядра. При окрашиваніи препаратовъ гематокси... номъ ядра не проявляются. Вмѣстѣ съ потерею ядеръ, кл... теряютъ также свои рѣзкіе контуры. Онѣ сливаются д... съ другомъ, и это сліяніе идетъ постепенно и ограничива... только центральными клѣтками; на периферіи брюшной ч... энтодерма можно всегда различать клѣтки съ ясными к... турками и снабженныя ядрами. Центральная масса бр... наго энтодерма, вѣроятно вслѣдствіе разжиженія содер... маго сливающихся клѣтокъ ея, еще болѣе утолщается и... конецъ совершенно наполняетъ всю первичную пище... тельную полость. Она достигаетъ спинной стѣнки пище... рительной полости и сливается съ нею. Первичная пи... варительная полость исчезаетъ; и въ такомъ видѣ (т. е. ... полости) является туловищный отдѣлъ энтодерма у в... пившагося зародыша. Впродолженіи трехъ недѣль посл... лупленія, зародышъ живетъ на счетъ желтка, который ... вершенно выполняетъ его прежнюю пищеварительную ... лость. Въ это время только происходитъ окончательное о... зованіе стѣнокъ его желудка и средней кишки изъ ... клѣтокъ, которыя еще въ періодъ эмбріональнаго раз... сохраняются на периферической части первичной пище... тельной полости.

На брюшной части энтодерма передъ Русконіевымъ ... верстіемъ находится дополнительный отдѣлъ первичной ... щеварительной полости (фиг. 49, 50 и 51 Pd'), котор...

разуется вслѣдствіе распространенія серпообразнаго углу-
іенія со спинной стороны на брюшную. Эта часть пище-
,рительной полости не принимаетъ никакого участія въ
разованіи пищеварительныхъ органовъ, хотя она остается
› зародышѣ довольно долго. Во время замыканія Руско-
ева отверстія, дополнительная часть пищеварительной по-
сти загибается своимъ слѣпымъ концомъ книзу (фиг. 50
51) Это передвиженіе объусловливается вѣроятно загиба-
емъ задняго края Русконіева отверстія на спинную сто-
ну. Во время образованія хвоста, дополнительная часть
щеварительной полости значительно уменьшается (фиг. 65),
въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія я не могъ уже
йти ее; вѣроятно она закрывается вслѣдствіе сближенія
ѣтокъ центральной части энтодерма.

Задняя часть первичной пищеварительной полости пред-
авляетъ короткій цилиндрическій каналъ, идущій сначала
раллельно продольной оси яйца и ограниченый со всѣхъ
оронъ утолщеніями эмбріональнаго зачатка (фиг. 49 Ra),
аевымъ валикомъ. Назади она открывается Русконіевымъ
верстіемъ. Краевой валикъ, окружающій Русконіево отвер-
іе, представляетъ кольцо, состоящее изъ утолщеннаго энзо-
эма и эктодерма. Мы видѣли выше, что Русконіево отвер-
е непосредственно соединяется на спинной сторонѣ съ
іинномозговой бороздкой, а краевой валикъ переходитъ въ
ики, окружающіе спинномозговую бороздку.

Замыканіе Русконіеваго отверстія происходитъ послѣ
ыканія спинномозговой трубки. Оно начинается тѣмъ,
краевые валики, окружающіе его, сближаются, вслѣд-
е чего задній отдѣлъ пищеварительной полости съужи-
гся (фиг. 50 Ra). При этомъ задняя часть краеваго ва-
а, которую мы можемъ назвать нижнею губою перистома
:коніеваго отверстія) утолщается и подвигается на спин-

ную сторону. Такъ какъ одновременно съ этимъ передня часть валика—верхняя губа перистома—дѣлается тоньше то весь заднiй отдѣлъ пищеварительной полости принимаетъ положенiе наклонное къ продольной оси яйца (фиг. 50 В). Рость нижней губы на спину оканчивается тѣмъ, что вр... ся приближается къ спинной поверхности зародыша и наконецъ срастается съ нею (фиг. 51); онъ прирастаетъ къ заднему краю спинномозговой трубки, сообщающемуся съ Рускопiевымъ отверстiемъ.

Съ замыканiемъ Рускопiева отверстiя устанавливается непосредственное сообщенiе полости спинномозговой тру... съ первичною пищеварительною полостью. Объ этомъ сообщенiи была уже рѣчь впереди. Здѣсь я только замѣчу, что оно существуетъ довольно долго и прерывается послѣ образованiя постояннаго anus'а.

Вскорѣ послѣ замыканiя Рускопiева отверстiя начинается образованiе хвоста. Хвостъ выростаетъ изъ того мѣста, на которомъ находилось упомянутое отверстiе, и является въ видѣ бугорка, состоящаго изъ продолженiя всѣхъ частей туловища. Въ составъ его входятъ хорда, первичные сегменты, спинномозговая трубка и заднiй отдѣлъ пищеварительной полости. Сначала хвостъ является въ видѣ утолщенiя задняго края зародышеваго щита, лежащаго за Рускопiевымъ отверстiемъ и соотвѣтствующаго по своему положенiю дополнительной пищеварительной полости (фиг. ... Pd'). Это утолщенiе происходитъ на счетъ нижней губы Рускопiева отверстiя, которая, какъ мы видѣли, передъ замыканiемъ послѣдняго утолщается. Доказательствомъ этому можетъ служить то, что въ то время, когда хвостъ является въ видѣ маленькаго цилиндрическаго бугра, это утолщенiе (лежащее на фиг. 65 подъ дополнительной пищеварительной

полостью) становится гораздо тоньше; оно сравнивается въ толщинѣ съ наружными стѣнками хвоста.

Во время образованія хвоста задній отдѣлъ пищеварительной полости принимаетъ положеніе совершенно обратное тому, которое онъ имѣлъ во время замыканія Рускoніева отверстія. Тогда онъ былъ направленъ съ брюшной стороны на спинную, теперь же, находясь въ хвостѣ, который загнутъ на брюхо, онъ имѣетъ направленіе обратное прежнему. Это измѣненіе положенія задней кишки можетъ быть также объяснено указаннымъ утолщеніемъ нижней губы наружу для образованія хвоста. Вслѣдствіе этого утолщенія задняя кишка, ограниченная имъ съ брюшной стороны, сначала выпрямляется (т. е. становится параллельною продольной оси яйца), а потомъ слѣдуетъ тому направленію, въ которомъ растетъ хвостъ, т. е. загибается вмѣстѣ съ послѣднимъ на брюшную сторону. Задняя кишка отдѣляется на всемъ своемъ протяженіи отъ спинномозговой трубки хордою. На концѣ хвоста, за заднимъ концемъ хорды, задняя кишка соединяется съ спинномозговою трубкою посредствомъ канала, огибающаго хорду (фиг. 65 Vbk). Ширина этого соединительнаго канала совершенно таже какъ и соединяемыхъ имъ нервной и пищеварительной трубокъ. У стерлядей не существуетъ такого пузырчатаго расширенія этого канала, какое описано *Ковалевскимъ* и *Бальфоромъ* у поперечноротыхъ рыбъ. Въ стѣнкахъ соединительнаго канала находится иногда пигментъ, который скопляется въ видѣ зернистыхъ темныхъ комковъ.

Когда хвостъ достигаетъ приблизительно длины $^3/_4$ Mm., начинается образованіе anus'а. Anus появляется не далеко отъ основанія хвоста, и мѣсто его образованія намѣчается еще раньше его появленія въ видѣ маленькаго бугорчатаго возвышенія. Въ этомъ мѣстѣ задняя кишка даетъ слѣпой

отростокъ по направленію къ экзодерму. Этотъ отростокъ получаетъ форму короткой воронкообразной трубки и, подходя къ экзодерму, срастается съ нимъ. Въ мѣстѣ срастанія происходитъ отверстіе, которое и составляетъ anus [1]. Образованіе этого отверстія, какъ и образованіе отверстія рта и многихъ другихъ отверстій, происходитъ вѣроятно вслѣдствіе разрушенія клѣтокъ, существующихъ на мѣстѣ срастанія.

Часть задней кишки, которую можно назвать постанальною кишкою и которая соединяется съ первной трубкой, остается еще долго у зародыша. Она не принимаетъ участія въ образованіи пищеварительнаго канала и на всемъ протяженіи, до задняго своего конца, атрофируется. Стѣнки ея сначала сближаются вмѣстѣ, вслѣдствіе чего просвѣтъ ея уменьшается, затѣмъ полость въ ней совершенно исчезаетъ и она превращается въ плотный шнуръ, который можетъ быть прослѣженъ отъ anus'а до соединительнаго канала. Къ концу развитія этотъ шнуръ исчезаетъ, какъ кажется безслѣдно, и такимъ образомъ прерывается въ высшей степени интересное сообщеніе пищеварительной полости съ полостью спиннаго мозга.

(1) Рисунокъ для поясненія описаннаго процесса будетъ приложенъ ко 2-й части.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

иг. 1. Продольный разрѣзъ черезъ боковую часть незрѣлаго яичника стерляди Правая сторона рисунка есть брюшная сторона яичника, лѣвая спинная *Ke*—зачатковый эпителій; *Bs*—соединительная ткань, которая проникаетъ въ отдѣльныя дольки яичника; *Ov*—яйцевыя клѣтки.

іг. 2. Поперечный разрѣзъ черезъ такой же яичникъ. *Ke*, *Bs* и *Ov* какъ на фиг. 1. *Pb*—разрѣзъ пластинки прикрѣпляющей яичникъ къ перитонеуму. Видно непосредственное продолженіе зачатковаго эпителія и соединительной ткани изъ яичника въ пластинку. *Gfs*—брюшной край яичника, очень богатый сосудами.

іг. 3. Часть тогоже поперечнаго разрѣза, какъ и на фиг. 2 при большемъ увеличеніи (Гартн. сист. 7) Образованіе фолликулъ. *Ove*—углубленіе зачатковаго эпителія (*Ke*) для образованія фолликулъ. На концѣ одного углубленія лежитъ уже объособленная яйцевая клѣтка. Въ другихъ двухъ углубленіяхъ не видно яйцевыхъ клѣтокъ, такъ какъ онѣ разрѣзаны вдоль *Ov*—яйцевыя клѣтки на различныхъ стадіяхъ развитія.

. 4. Фолликулярное углубленіе со многими яйцевыми клѣтками. Вокругъ нѣкоторыхъ изъ послѣднихъ (*Ov*) объособился уже фолликулярный эпителій (наружный слой клѣтокъ) и гранулоза (внутренній слой) Гартн. сист. 8.

5. Яйцевая клѣтка, въ которой начинается дифференцированіе протоплазмы и ядра. *Fep*—фолликулярный эпителій; *Gr*—гра-

нулоза; *Sc* — внутренній околоядерный слой протоплазм.; *Sp*—наружный слой протоплазмы; *N*—ядерный сокъ (к; *N'*—ядерное вещество (ядрышко).

Фиг. 6 и 7. Двѣ послѣдующія стадіи развитія яйца, въ которыхъ диференцированіе протоплазмы подвинулось дальше чѣмъ на фиг. 5. Значеніе буквъ какъ на фиг. 5. *Sp* и *Sc*—части изъ которыхъ развивается дейтолейцитъ. Протолейцитъ располагается въ обѣихъ стадіяхъ въ видѣ ободка вокругъ ядра; отъ ободка онъ расходится между отдѣльными зернышками. Периферическая часть яйца въ обѣихъ стадіяхъ распадается на большіе радіальные сегменты.

Фиг. 8. A Зрѣлое яйцо, вышедшее изъ яичника. *Eh*—яйцевая оболочка; *Gr*—гранулоза и фолликулярный эпителій, выходящія вмѣстѣ съ яйцомъ. *N*—зародышевый пузырекъ, въ веществѣ котораго растворены ядрышки; *Sp*—протолейцитъ; *Sc* — дейтолейцитъ. Фиг. 8 B представляетъ периферическую часть яйца при системѣ Гартнака. *Gr*—фолликулярный эпителій; *Eh*—яйцевыя оболочки, состоящія изъ трехъ слоевъ, изъ которыхъ верхніе составляютъ хоріонъ, нижній - желточную оболочку. На поверхности яйцевыхъ оболочекъ видѣлъ слой гранулозы, плотно прилегающій къ яйцу. Онъ обозначенъ на рисункѣ въ видѣ ряда черточекъ. Подъ яйцевыми оболочками находится пигментный слой, протолейцитъ и далѣе отъ него дейтолейцитъ. Оба слоя связаны между собою зернышками средней величины.

Фиг. 9 *A*, *B*, *C* Различныя формы микропильнаго аппарата.

Фиг. 10. Верхняя часть зрѣлаго яйца—зачатокъ съ зародышевымъ пузырькомъ. Верхняя стѣнка зародышеваго пузырька оторвана отъ зачатка и на мѣстѣ разрыва видно, что она составляетъ только уплотненный слой зачатка. Въ правой сторонѣ разрыва видно непосредственное соединеніе вещества зачатка съ стѣнкою пузырька. *Kb*—зародышевый пузырекъ; *K*—зачатокъ.

Фиг. 11. Продольный разрѣзъ зачатка черезъ часъ послѣ выхода яйца изъ самки. Зародышеваго пузырька нѣтъ, а вмѣсто него въ массѣ зачатка появляются островки, состоящія изъ вещества, похожаго на вещество зародышеваго пузырька—*N*; *Psch*—пигментный слой зачатка; поверхность зачатка свободна отъ пигмента.

Фиг. 12. Срѣзанный зачатокъ, видимый сверху, во время оплодотворенія. *Schlk*—прозрачное вещество; *Psch*—пигментный слой.

Фиг. 13. Продольный разрѣзъ зачатка въ первое время оплодотворенія. На поверхности зачатка находится прозрачное вещество, подъ которымъ лежитъ пигментный слой, проникающій въ видѣ полоски внутрь зачатка. *Pnm*—мужескій пронуклеусъ; *Lc*—островки вещества зародышеваго пузырька. Фиг. 13 *A* представляетъ мужескій пронуклеусъ съ прилегающими частями зачатка при сист. 8 Гартнака *Pnm* и *Lc*—какъ на фиг. 13.

Фиг. 14, 15, 16, 17, 18, Продольные разрѣзы черезъ зачатокъ во время образованія перваго сегментаціоннаго ядра. *Schlk*—прозрачное вещество, выдѣляющееся на зачаткѣ во время оплодотворенія; *Sp*—головки сперматозоидовъ; *Pgs*—пигментный слой и пигментная полоска; *Pn*—пронуклеи: *Pnm*—мужескій пронуклеусъ; *Pnf*—женскій пронуклеусъ; *Fk*—первое сагментаціонное ядро; *K*—зачатокъ; *Lcf*—островки вещества зародышеваго пузырька; *D*—дейтолейцитъ.

Фиг. 14, 15, 16 A Различныя стадіи образованія перваго сегментаціоннаго ядра (сист 8).

Фиг. 19. Яйцо сверху при раздѣленіи зачатка на двѣ части. *Fr*—бороздка между сегментными шарами; *Fs*—сегментные шары; *D*—нижняя часть яйца.

Фиг. 20. Продольный разрѣзъ черезъ такое же яйцо, какъ на фиг. 19. *Fk*—сегментаціонное ядро; *Fr*—бороздка; *Psch*—пигментный слой зачатка; *K*—вещество зачатка.

Фиг. 21. Яйцо во время раздѣленія его на три сегмента.

Фиг. 22. Яйцо съ четырьмя сегментными бороздками.

Фиг. 23. Зачатокъ раздѣленный на 8 сегментовъ; I, II, III и IV—четыре первые сегмента; I', II', III', IV', V', VI' VII' и VII'—восемь сегментовъ, образовавшихся отъ раздѣленія первоначальныхъ четырехъ.

Фиг. 24. Яйцо, зачатокъ котораго раздѣленъ на 8 сегментовъ, а нижняя часть только на два.

Фиг. 25 и 26 Дальнѣйшія стадіи дѣленія зачатка. Появленіе поперечныхъ бороздокъ.

Фиг. 27 и 29. Дальнѣйшія стадіи сегментаціи. Раздѣленіе нижней части яйца.

Фиг. 28. Продольный разрѣзъ черезъ сегментирующійся зачатокъ изъ стадіи, нарисованной на фиг. 25. I, II, III и IV—четыре сегментные шара зачатка. *D*—дейтолейцитъ; *K*—ядра, которыя видны въ сегментахъ I, II и III. Въ сегментѣ I ядро дѣлится.

Фиг. 30. Продольный разрѣзъ черезъ яйцо изъ стадіи фиг. 29. *Ks*—сегментные шары, происшедшіе изъ зачатка; *Ds*—крупнозернистые шары нижней части яйца: *Fh*—сегментаціонная полость, на днѣ которой видны выступы, представляющіе начало вновь образующихся сегментовъ.

Фиг. 30. А—Два сегмента изъ дна сегментаціонной полости, изъ которыхъ одинъ вполнѣ отдѣлился, другой не отдѣленъ снизу; *Gkd*—Крупнозернистая часть сегмента; *Fkk*—мелкозернистая часть его, произшедшая изъ вещества зачатка; *Kn*—ядро; *Knk*-ядрышко. Ядра обоихъ сегментовъ соединены еще тонкою нитью состоящею изъ ядернаго вещества (сист. 8 Гартнак).

Фиг. 30. *B* Сегментная клѣтка изъ свода сегментаціонной полости *Kn*—ядро; *Knk*—ядрышко. (сист. 8 Гартн.).

Фиг. 31. Продольный разрѣзъ просегментировавшагося яйца. *Ex*—эктодермъ; *En*—энтодермъ; *Fh*—сегментаціонная полость Разрѣзъ прошелъ черезъ край сегментаціонной полости.

Фиг. 31. А Клѣтка энтодерма при сильномъ увеличеніи (сист. 8) *Kn*—ядро; *Fl*—жировыя капли; *Dfk*—желточныя зернышки.

Фиг. 31 *B* и *C* Клѣтки энтодерма при томъ же увеличеніи. Фиг. 31 *B*—Клѣтки окрашенныя гематоксилиномъ и сохраненныя въ дамарлакѣ; 31 *C*—неокрашенныя и сохраненныя въ глицеринѣ клѣтки экзодерма. На послѣднихъ видны нитевидныя отростки, служащіе для соединенія клѣтокъ другъ съ другомъ. *Kn*—ядро; *Knk*—ядрышко. Три клѣтки фиг. 31 *B* представляютъ различныя стадіи дѣленія ядрышка.

Фиг. 32. Продольный разрѣзъ черезъ тоже яйцо, какъ и на фиг. 31, но прошедшій черезъ средину сегментаціонной полости. *Ex*, *En* и *Fh*—какъ на фиг. 31.

Фиг. 33. Нѣсколько болѣе поздняя стадія развитія, чѣмъ фиг. 32. Значеніе буквъ тоже, какъ и на фиг. 32.

Фиг. 34. Продольный разрѣзъ яйца во время образованія Русконіева отверстія и первичной пищеварительной полости. *Ex*—экзодермъ; *Ra* — разрѣзъ серпообразнаго Русконіева отверстія; *En*—энтодермъ. Фиг. 34 *A* и *B*. Два послѣдовательные разрѣза черезъ Русконіево отверстіе. Значеніе буквъ какъ на фиг. 34.

Фиг. 35. Продольный разрѣзъ черезъ яйцо въ то время, когда спинная и брюшная части первичной пищеварительной полости одинаковой величины.

Фиг. 36. Продольный разрѣзъ черезъ первичную пищеварительную полость въ первыхъ стадіяхъ ея развитія (сист. 7 Гартн.).

Фиг. 37 и 38 Двѣ послѣдовательныя стадіи развитія первичной пищеварительной полости (продольный разрѣзъ). Образованіе мезодерма изъ энтодерма. *Ms*—мезодермъ. *Ex*—экзодермъ; *En* и *En'*—энтодермъ; *Pd*—первичная пищеварительная полость.

Фиг. 39, 40, 41 и 42. Различныя стадіи образованія нервной бороздки, видимыя снаружи. *Dp*—Желточная пробка; *Rf*—нервная бороздка; *Md*—головное расширеніе нервной бороздки; *Kw*—краевой валикъ; *Esh*—зародышевый щитъ; *Wg*—Вольфовы каналы; *Ursp*—пластинки первичныхъ сегментовъ; *Sp*—боковыя пластинки.

Фиг. 43. Поперечный разрѣзъ черезъ зародышевый щитъ до образов… нервной бороздки. *Ex'*—покровной слой экзодерма *Ex''*—ос… вный слой его; *Axv*—осевое утолщеніе; *Ms*—мезодермъ; *En*—энтодермъ. Фиг. 43 *A* Средняя часть того же разрѣза пр… сильномъ увеличеніи (сист. 8 Гартн.). *En''*—нервное утолщ… *Cha*—утолщеніе мезодерма для образованія хорды; *Ex'*, *En* и *Ms* какъ на фиг. 43.

Фиг. 44. Поперечный разрѣзъ черезъ зародышевый щитъ во время от… ленія хорды. *Mdv*—нервное утолщеніе экзодерма; *Ex'*—п… кровный слой, *Ex''* — основный слой экзодерма; *Ch* — хор… *Stm*—боковыя части мезодерма; *En*—энтодермъ. Фиг. 44 *A* Средняя часть того же разрѣза при сильномъ увеличеніи (сис… 8 Гартн.); значеніе буквъ какъ на фиг. 44.

Фиг. 45. Поперечный разрѣзъ черезъ зародышевый щитъ во время об… зованія спинномозговой бороздки. *Mp*—медуллярныя пласт… ки; *Rf*—спинная бороздка; *Ex'*, *Ex''*, *Stm*, *Ch* и *En*—как… на фиг. 44. (Гартн. сист. 8).

Фиг. 46. Поперечный разрѣзъ черезъ среднюю часть зародышеваго щ… во время загибанія медуллярныхъ пластинокъ для образова… спинномозговой трубки. *Wg*—Вольфовы каналы; *Sp*—боков… пластинки; *Sgp*—сегментныя пластинки; *Mp* и *Rf*—какъ н… фиг. 45, *En*; *Ch*—какъ на фиг. 44. (сист. 8 Гар.).

Фиг. 47. Поперечный разрѣзъ черезъ зародыша съ замкнутой мозг… трубкой. *Mr*—спинномозговая трубка; *Sgp* и *Wg*—какъ фиг. 46; *Ex'*, и *Ex''*, *Ch*, *En*—какъ на фиг. 47 (сист… Гартн.).

Фуг. 48. Поперечный разрѣзъ черезъ зародыша во время образов… полости въ зачаткахъ Вольфовыхъ каналовъ. *Urs*—первичн… сегменты; *Snch*—субхордальный шнуръ; *Wg*, *Ch*. и *En*—какъ на предыдущихъ фигурахъ.

Фиг. 49. 50 и 51. Продольные разрѣзы черезъ зародыша во время за… мыканія Рускониеваго отверстія. *Ex*—экзодермъ; *En'*—спин… *En''*—брюшная часть энтодерма; *Ms*—мезодермъ; *Ra*—зад…

отдѣлъ пищеварительной полости; *Pd*—первичная пищеварительная полость; *Pd'*—дополнительная часть пищеварительной полости.

г. 52, 53, 54 и 55. Спинная часть зародыша сверху, во время образованія и нарастанія первичныхъ сегментовъ. *Hb*[1]—переднее мозговое расширеніе; *Hb*[2]—заднее мозговое расширеніе; *Ursp*—пластинки первичныхъ сегментовъ; *Urs*—первичные сегменты. *Wg*—Вольфовы каналы; *Rm*—спинной мозгъ; *Ra*—Русконіево отверстіе. Фиг. 55 *A*—Головная часть зародыша въ стадіи фиг. 55. *Mb*—Ротовое углубленіе; *Ob*—слуховыя пузырьки.

іг. 56 Передняя часть зародыша во время образованія первыхъ жаберныхъ дугъ. *Uw*—первичные сегменты; *Wg*—Вольфовы каналы; *Hb'*—передній, *Hb'''*—задній мозговой пузырь; *Krpl*—головныя пластинки; *Schlp*—глоточныя пластинки; *Stf*—лобный отростокъ; *Ksp*—жаберныя щели; *Kb'*, *Kb''*, *Kb'''*—1-я, 2-я и 3-я жаберныя дуги. Фиг. 56 *A* Задній конецъ зародыша изъ той же стадіи развитія. *Schw*—хвостовое утолщеніе; *Rm*—спинной мозгъ.

іг. 57. Зародышъ во время образованія сердца, со спинной стороны. *Pch*—перикардіальная полость; *Hz*—сердце.

іг. 58 и 59. Двѣ стадіи развитія зародыша со спинной стороны, во время образованія головы. *Kb'*, *Kb''*, *Kb'''*, *Kb'r*—жаберныя дуги; *Ob*—слуховыя пузырьки; *Wg*—Вольфовы каналы; *Aub*—глазные пузыри; *Hz*—сердце; *Rm*—спинной мозгъ; *Md*—мандибулярные отростки; *Hb'*, *Hb''*, *Hb'''*—глазные пузыри; *Olg*—обонятельныя ямки; *Vom*—желточныя вены.

г. 60. Голова зародыша передъ вылупленіемъ. Значеніе буквъ какъ на предыдущихъ фигурахъ.

:. 61. Поперечный разрѣзъ спины зародыша во время отдѣленія первичныхъ сегментовъ отъ боковыхъ пластинокъ. *Mr*—спинномозговая трубка; *Wg*—Вольфовы каналы; *Sp*—боковыя пластинки; *Ch*—хорды; *Snch*—субхордальный шнуръ.

Фиг. 62. Поперечный разрѣзъ спины зародыша передъ началомъ бі... сердца. *Pb*—паріетальный, *Veb*—висцеральный листъ б... выхъ пластинокъ; *Ao*—аорта; *Mp*—мускульныя пласти... *Rm*—спинномозговая трубка; *Sgs*—скелетородные слой; *C*—хорда.

Фиг. 63. Поперечный разрѣзъ спины зародыша передъ вылупленіемъ ... *Ao*, *Pb*, *Vcb*, *Wg*, *Rm*—какъ на фиг. 62; *Vc*—зачат... вены—утолщеніе энтодерма, внѣдряющееся въ скелеторо... слой; *En*—энтодермъ; *Schsch*—скелетородный слой. Фиг. ... *A*—Осевая часть энтодерма, внѣдряющаяся для образов... вены внутрь скелеторoдпаго слоя (Гартнакъ сист. 8).

Фиг. 64. Поперечный разрѣзъ черезъ спинномозговую трубку, при на... обособленія бѣлаго и сѣраго вещества мозга. *Gs*—зачат... сѣраго, *Ws*—зачатокъ бѣлаго вещества мозга; *gf*—межп... ночный сосудъ (Гартн. сист. 8).

Фиг. 65. Продольный разрѣзъ зародыша во время сокращенія се... *Ch*—хорда; *Rm*—спинной мозгъ; *En*—пищеварительная п... лость; *Vbk*—соединительный каналъ спиннаго мозга и пище... рительнаго канала; *Mob*—задній, *Mse*—передній мозговой ... зырь; фиг. 65 *A*—продольный разрѣзъ хорды при боль... увеличеніи (Гартн. сист. 8).

Фиг. 66, 67 и 68. Три продольные разрѣза черезъ голову зар... передъ началомъ біенія сердца. фиг. 66—разрѣзъ черезъ ... дину, 67 и 68 ближе къ краю головы. *Psc*—передній ... *Mob*—продолговатый мозгъ; *Kppl*—головныя пластинки; ... *infundibulum*; *Kph*- головныя пластинки; *Ob*—слуховой ... зырь.

Фиг 69. Поперечный разрѣзъ черезъ голову зародыша приблизите... изъ стадіи 36. *Kppl*—головныя, *Schlp*—глоточныя пласти... *Au*—первичные глазные пузыри; *Exv*—утолщенія основн... слоя верхняго листа; *En*—энтодермъ.

Фиг. 70. Поперечный разрѣзъ черезъ часть головы зародыша во вре... образованія вторичныхъ глазныхъ пузырей. *Gh*—мозгъ; *L*—

линза; *Abr*—передняя, *Prf*—задняя стѣнка вторичнаго глазнаго пузыря.

Фиг. 71. Горизонтальный разрѣзъ черезъ голову зародыша во время образованія линзы. *L*—линза.

Фиг. 72 и 73. Поперечные разрѣзы изъ двухъ послѣдовательныхъ стадій развитія слуховаго органа. *Mob*—продолговатый мозгъ; *Ch*—хорда; *En*—энтодермъ; *Schlp*—глоточныя пластинки; *Obs*—зачатки органовъ слуха: *Krpl*—головныя пластинки.

Фиг. 74. Продольный разрѣзъ черезъ образующееся сердце зародыша (сист. 7).

Фиг. 75. Поперечный разрѣзъ черезъ такое же сердце. *Ex* и *Ex'*—экзодермъ; *Pch*—перикардіальная полость; *Pcw*—стѣнка перикардіальной полости; *En*—энтодермъ; *Msh*—эндотеліальный зачатокъ сердца; *Hzw*—зачатокъ мускульнаго слоя сердца (углубившаяся стѣнка перикардія) (сист. 7 Гартн.).

Фиг. 76. Поперечный разрѣзъ черезъ сердце въ то время, когда оно замкнулось въ трубку. *Hzw*—зачатокъ мускульной стѣнки сердца. *Endr* — эндотеліольная трубка, происшедшая изъ *Msh* (фиг. 75) *Pcw*—стѣнка перикардія; *Pch*—перикардіальная полость; *Ex* и *Ex'*—экзодермъ. (сист. 7 Гартн.).

Фиг. 77 и 78. Части мускульныхъ пластинокъ изъ фиг. 63 для объясненія образованія мышечныхъ клѣтокъ.

Фиг. 79. Горизонтальный разрѣзъ черезъ спину зародыша при началѣ образованія скелетороднаго слоя. *Sgsch*—скелетородный слой; *Mkp*—мускульныя пластинки; *Ch*—хорда.

Фиг. 80. Горизонтальный разрѣзъ черезъ спину зародыша въ болѣе поздней стадіи развитія, чѣмъ на предыдущей фиг. Значеніе буквъ тоже, какъ на фиг. 79.

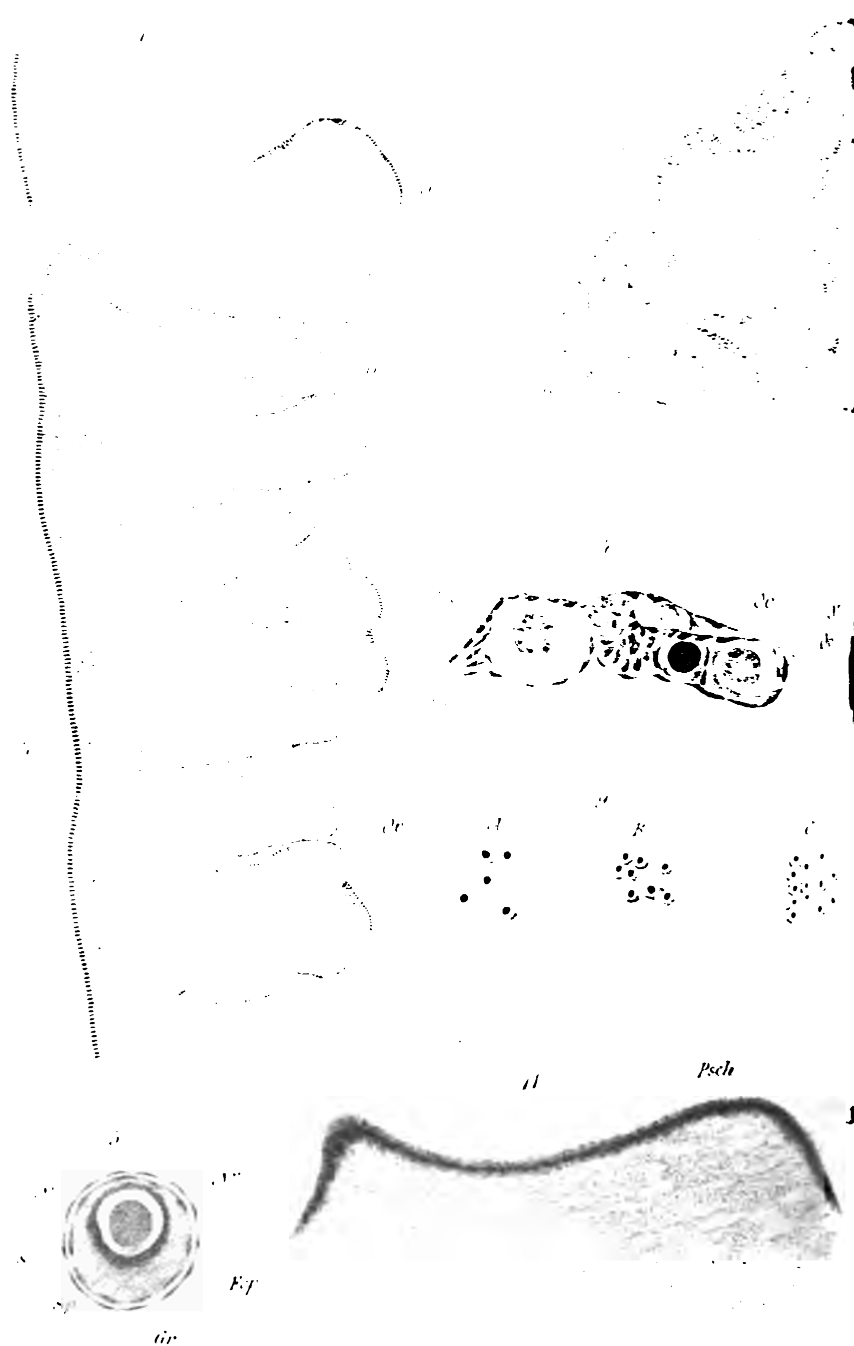
Фиг. 81, 82, 83 и 84. Продольные разрѣзы черезъ голову зародыша незадолго до вылупленія его изъ яйца; 81-средній разрѣзъ, 82, 84, и 83—слѣдующіе разрѣзы къ краю головы. *Krpl*—головныя пластинки; *Aun*—оптическій нервъ; *Mac*—средній

мозгъ; *Mob*—задній мозгъ; *Jnf-infundibulum; Schlh*—гл... ная полость: *Mbch*—ротовое углубленіе; *Khl*—головная полости; *Au*—глазъ; I, II, III и IV—глоточныя дуги; *L*—ли... *Obs*—слуховой пузырекъ; *Rch*—обонятельная ямка.

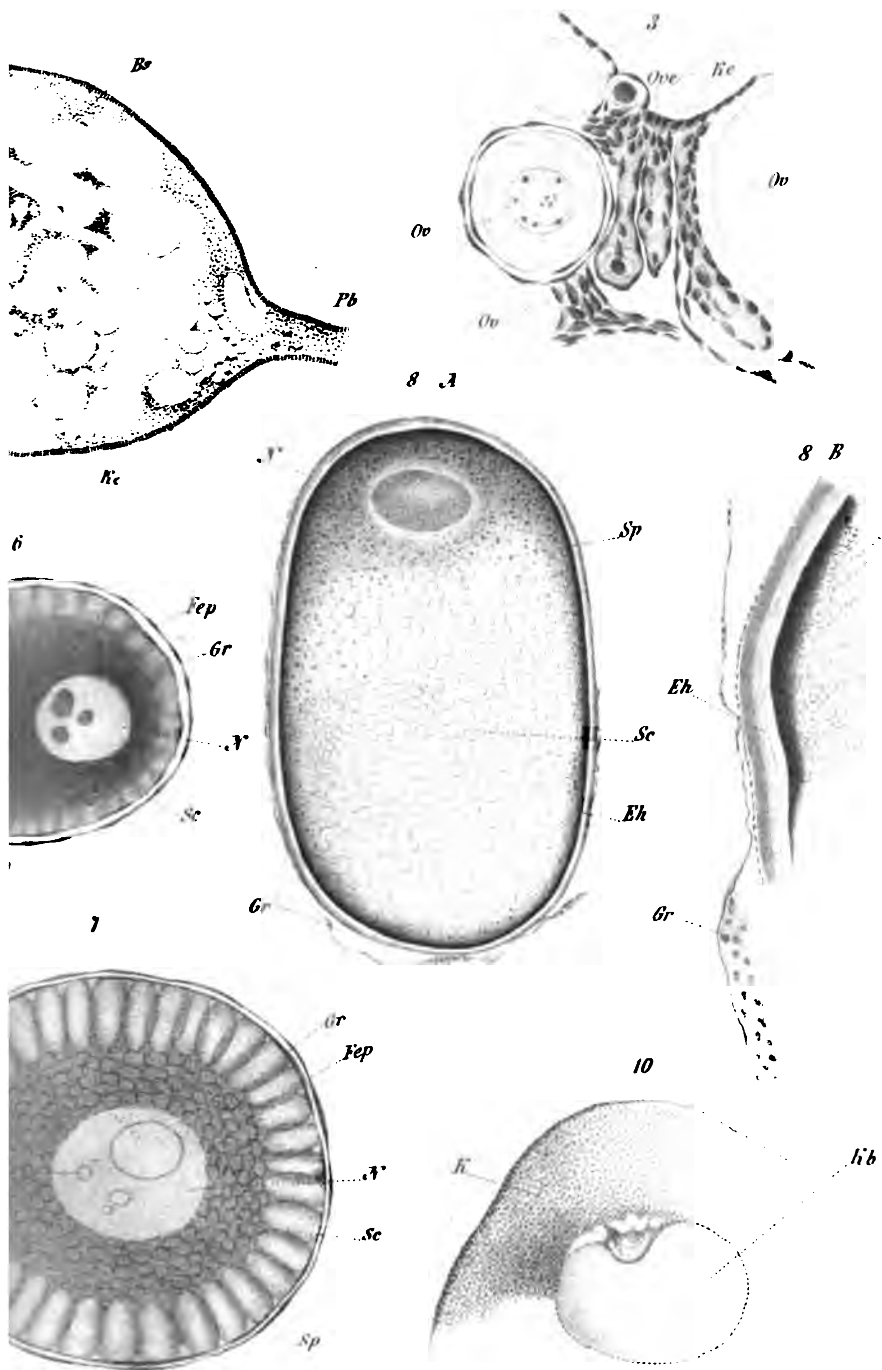
Фиг. 85. Горизонтальный разрѣзъ черезъ голову зародыша незадолго до вылупленія его изъ яйца. *Ch*—хорда; *Gh*—мозгъ: *Kh* и *E*—головныя полости; I, II, III—зачатки жаберныхъ щелей; *Au*—глазной пузырь; *L*—линза.



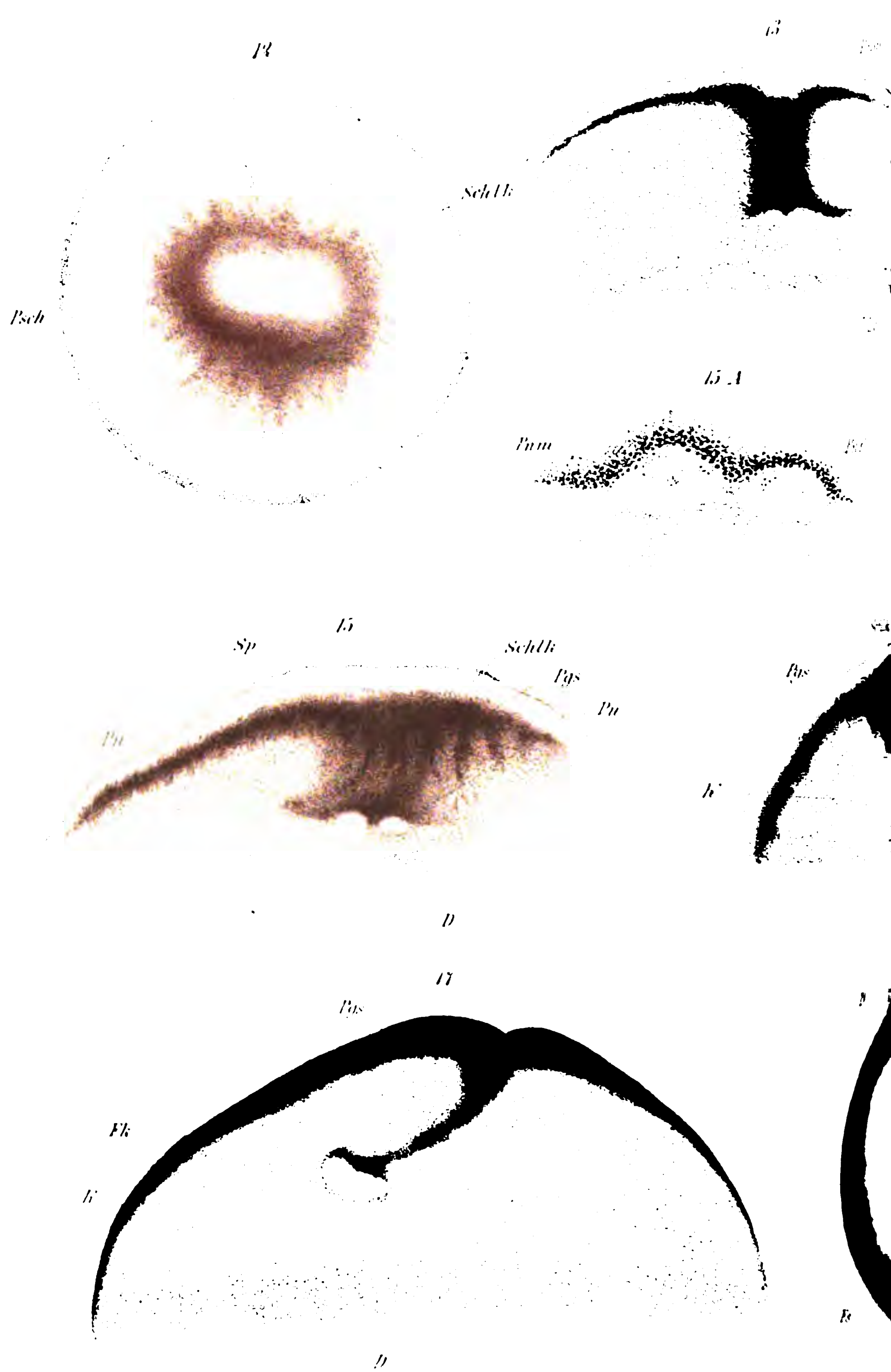
Конецъ 1-й части.



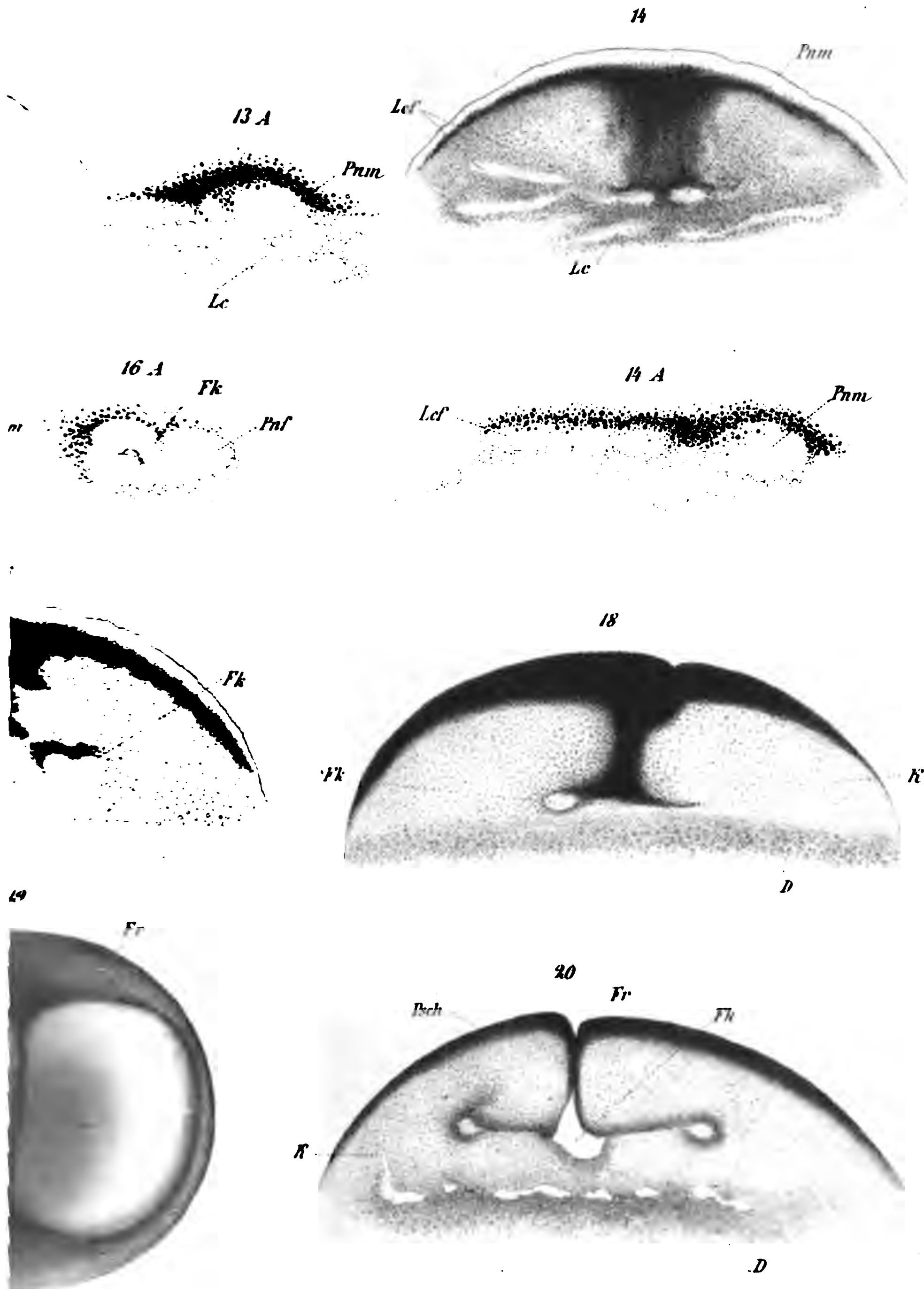
Таб. I



3
Ove
Ke
Ov
Ov
Ov
Bs
Pb
Kc
8 A
N
Sp
Sc
Eh
Gr
8 B
Eh
Gr
6
Fep
Gr
N
Sc
7
Gr
Fep
N
Sc
Sp
10
K
Kb


14
Psch
Schlk
13
15 A
Pum
15
Sp
Schlk
Pgs
Pu
Pgs
D
17
Pgs
Fk
D

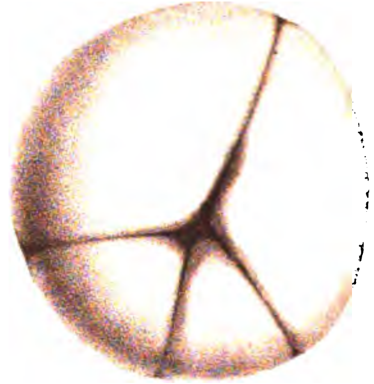
Таб. II

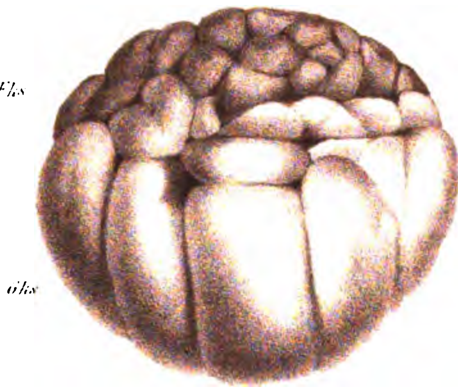


13 A
Pnm
Lc
14
Pnm
Lcf
Lc
16 A
Fk
Pnf
14 A
Lcf
Pnm
Fk
18
Fk
K
D
Fr
20
Fr
Fh
K
D

въ Лит. [illegible]

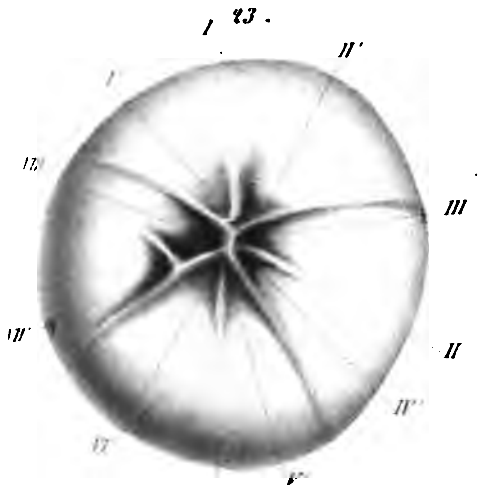




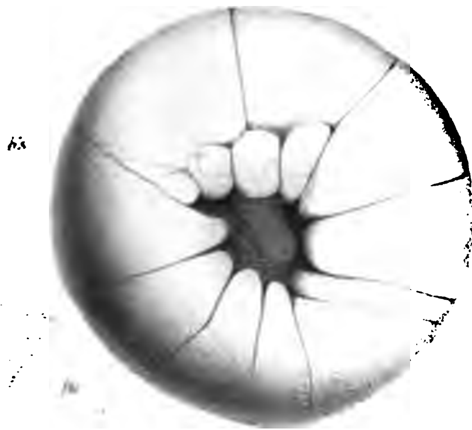




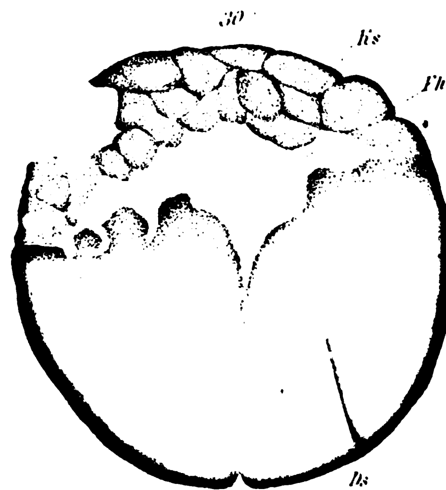

28
II
III
IV
I
p

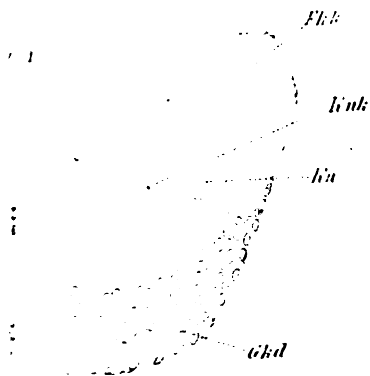

23
I
II'
III
II


24


III
26

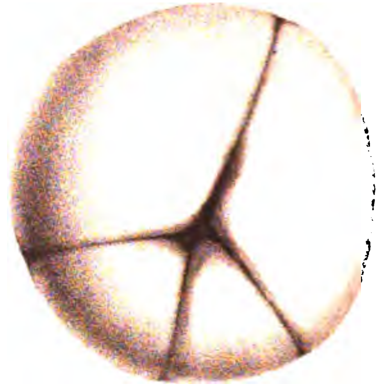

27


30
Ks
Fh
Ds


Fkk
Knk
Ka
Gkd

21





25



29



28



Taf. III

23. I II' III II IV' IV

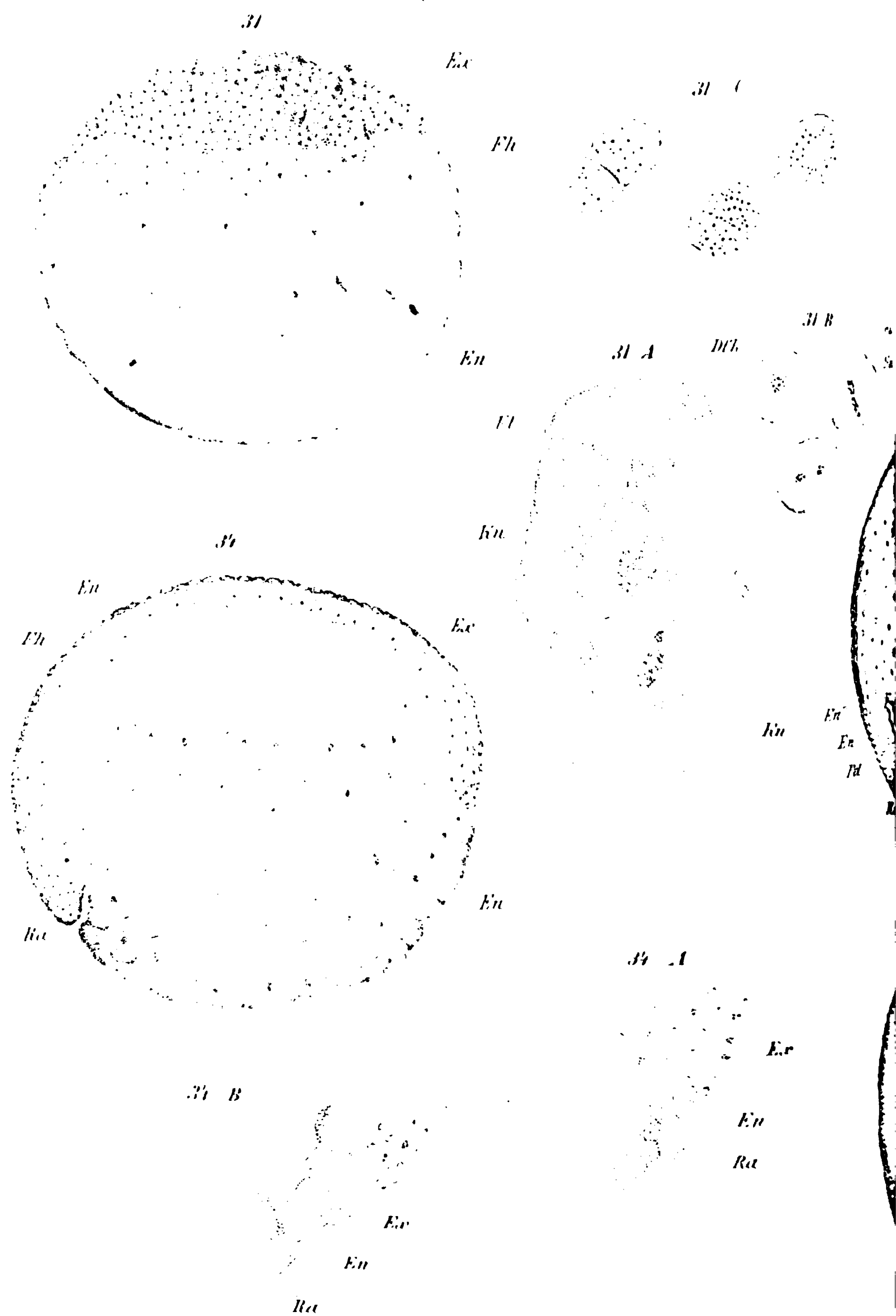
24.

26. III

27.

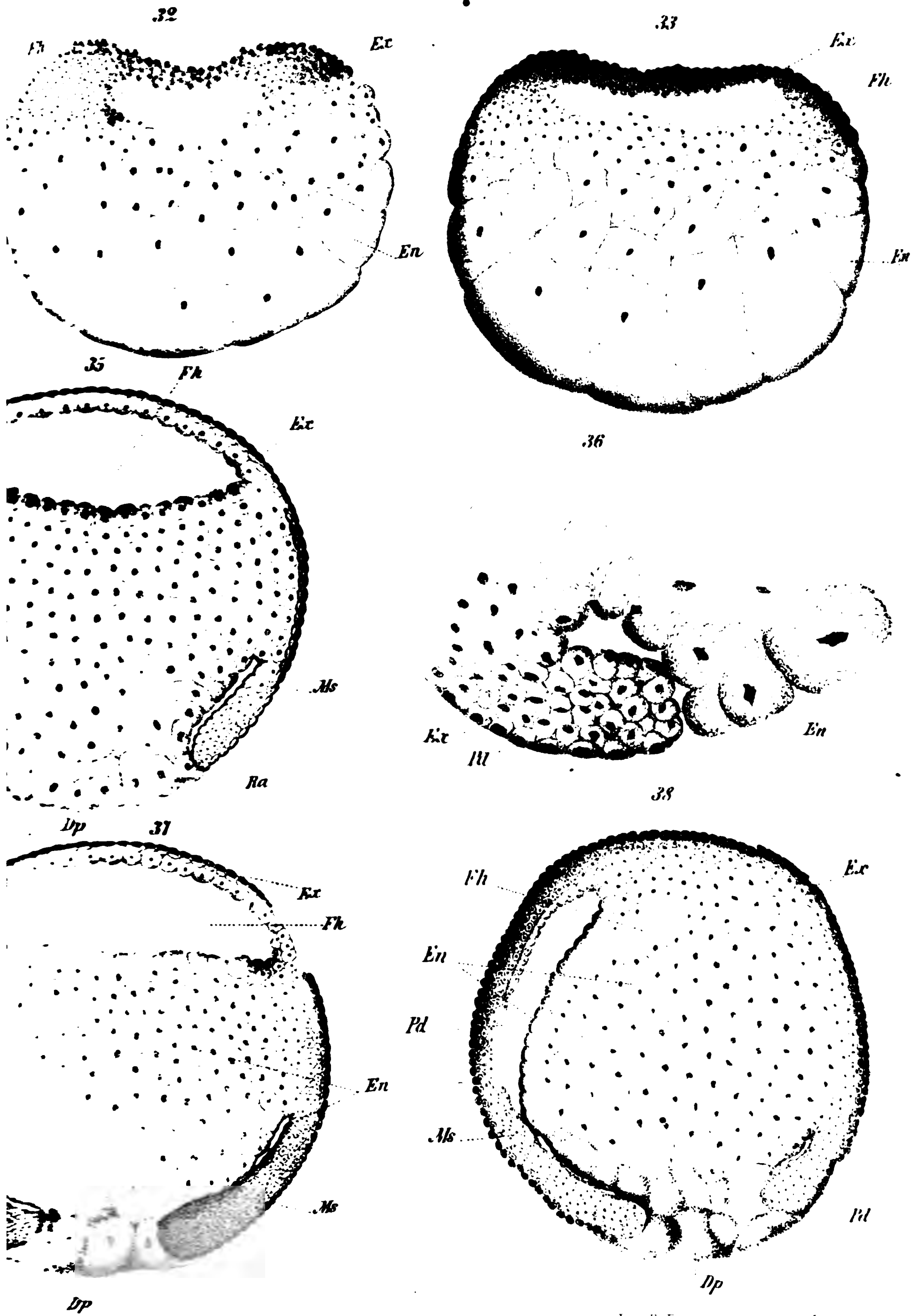
30. Ks Fh Ds

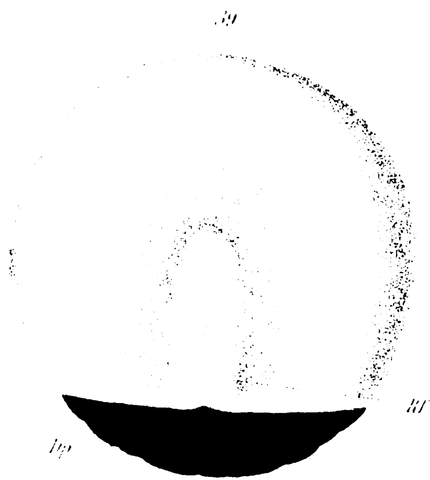
Fkh Knk Kn Gkd



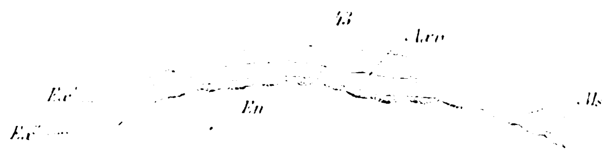
31
Ex
Fh
En
31 C
31 A
31 B
Fl
En
34
En
Fh
Ex
En
Ra
34 A
Ex
En
Ra
34 B
Ex
En
Ra

Taf. IV


32
Fh
Ex
En
33
Ex
Fh
En
35
Fh
Ex
Ms
Ra
Dp
36
Ex
Bl
En
37
Ex
Fh
En
Ms
Dp
38
Fh
Ex
En
Pd
Ms
Pd
Dp


39
Bl
Bp

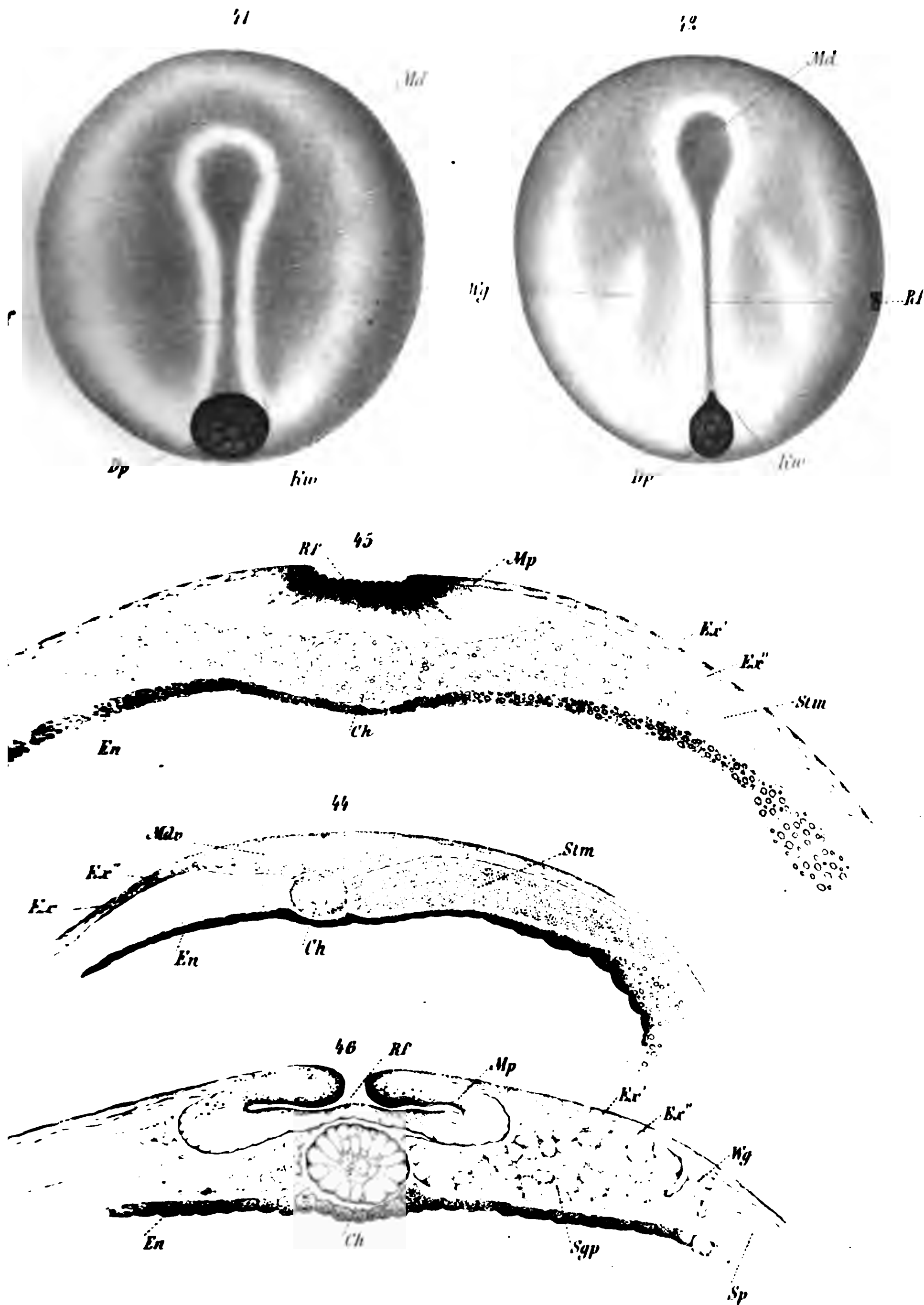

40


43
Arc
Ec'
En
Ms
Ec"

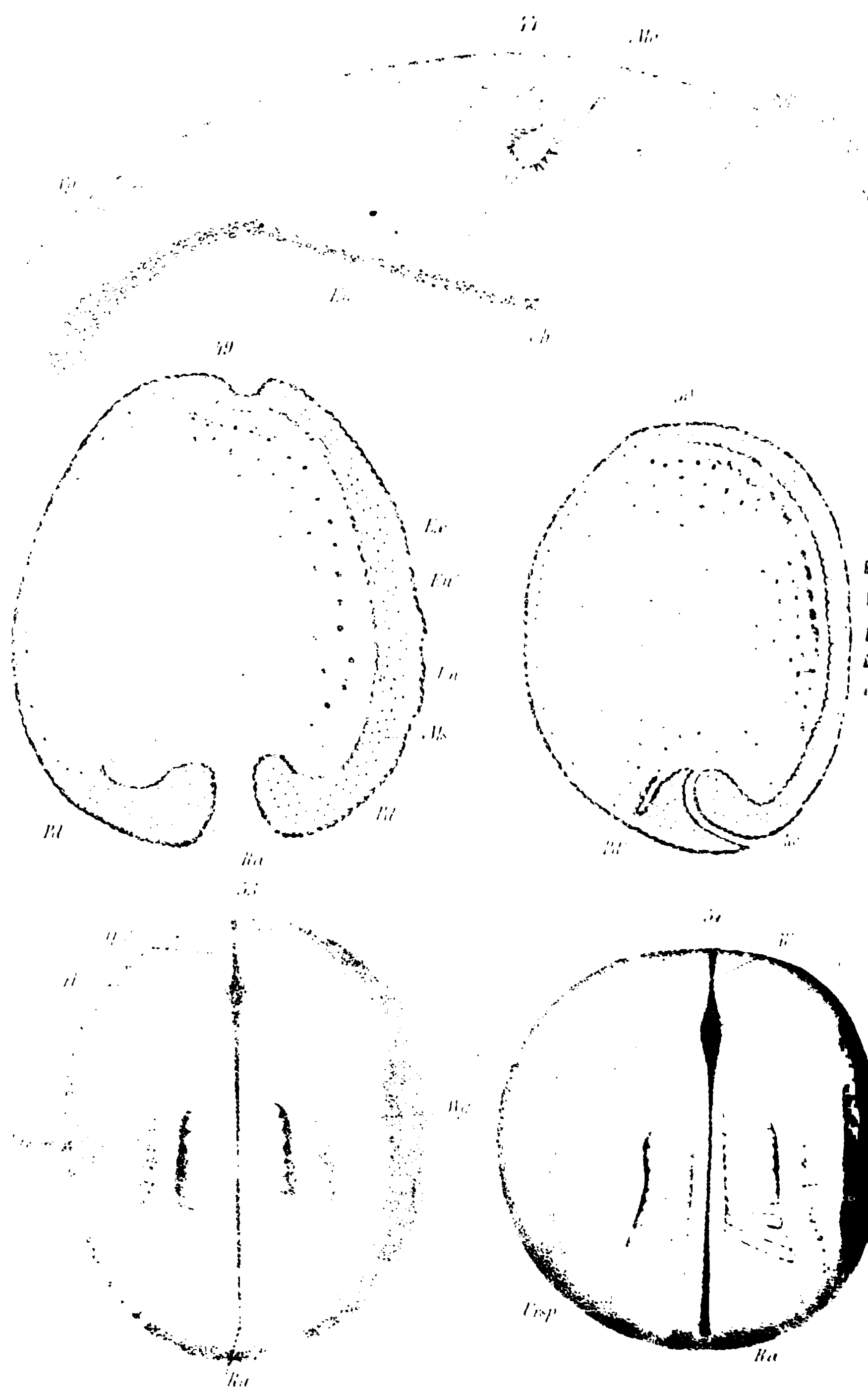

43 A
Ec"
Ec'
Ms
En
Cha

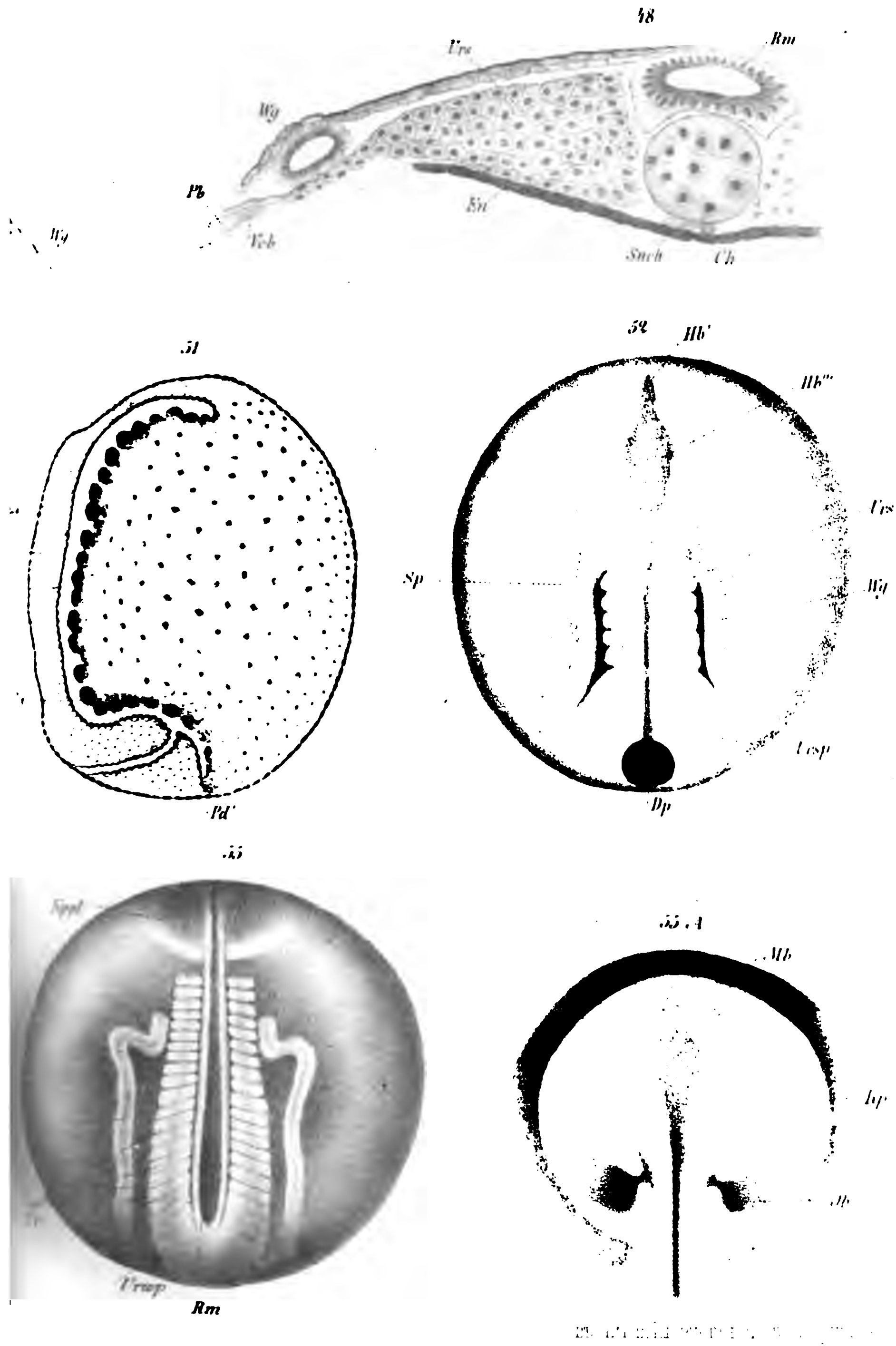

44 A
Mdv
Ec
Ec'
En
Ch

Tab. V



Md
Wg
Dp
Kw
Md
Rf
Dp
Kw
Rf
45
Mp
Ex'
Ex"
Stm
Ch
En
44
Mdv
Stm
Ex"
Ex
En
Ch
46
Rf
Mp
Ex'
Ex"
Wg
En
Ch
Sgp
Sp




48
Urs
Rm
Wg
Pb
Veh
En
Sach
Ch
51
Pd'
52
Hb'
Hb'''
Urs
Sp
Wg
Usp
Dp
53
Rm
53 A
Mb



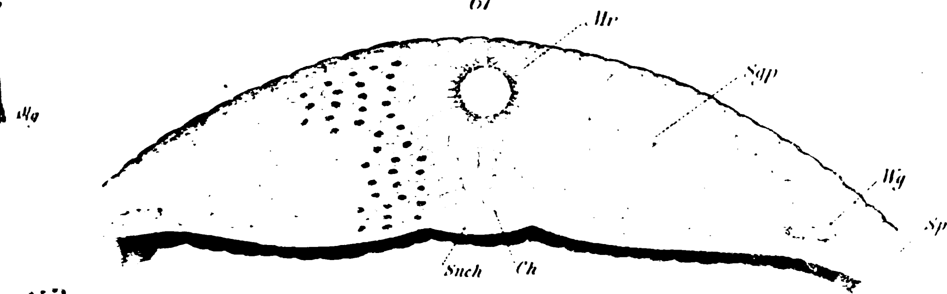
57



58



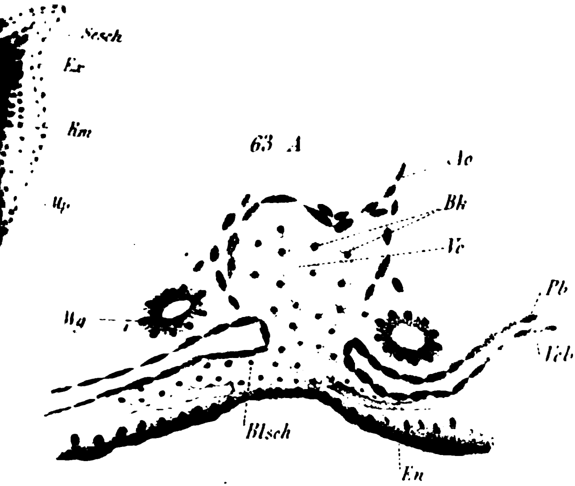
61



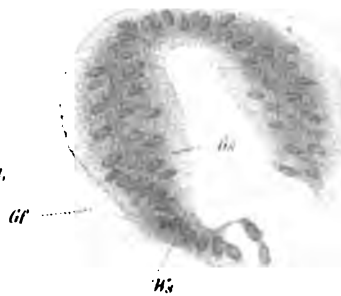
Mg

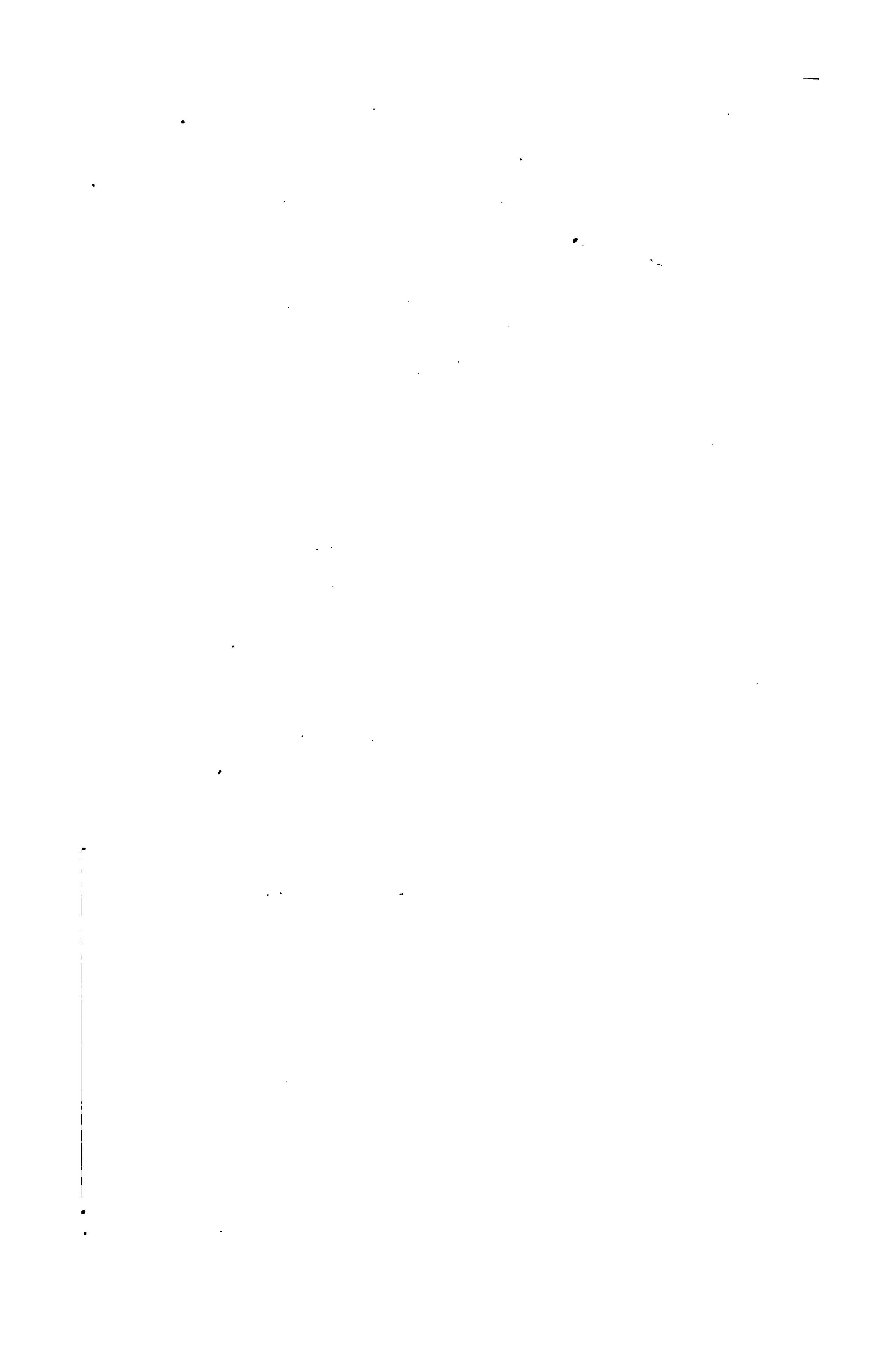
Sesch
Ex
Km
Up

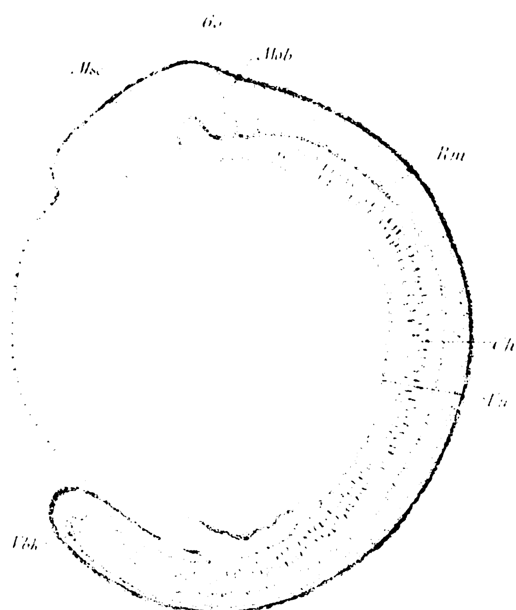
63 A

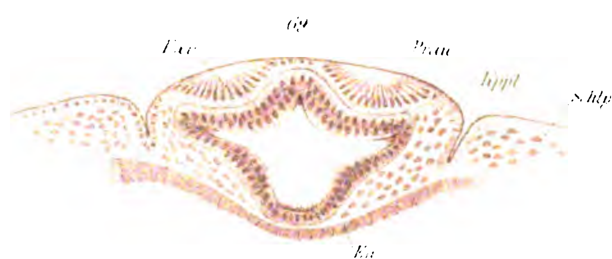


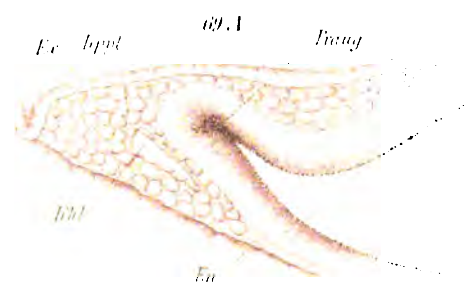
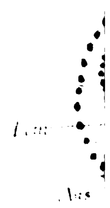
64

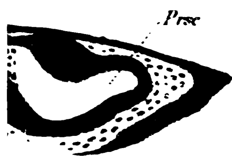


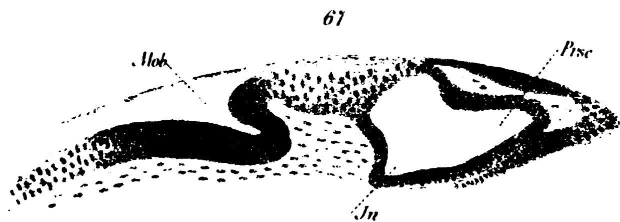


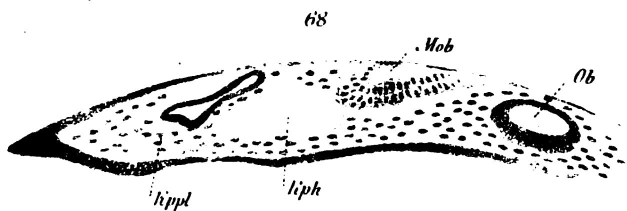

Rm
Ch
En

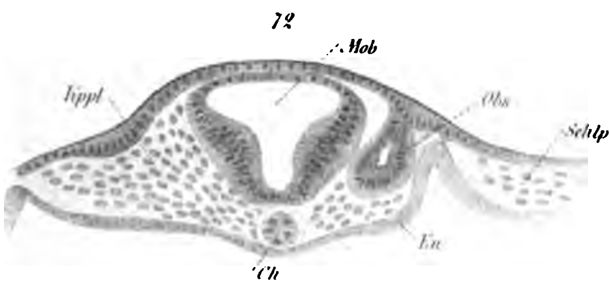


69
En

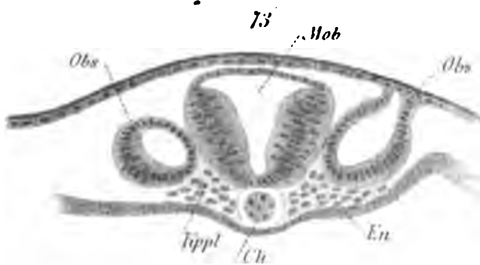

69 A
Ec
En



Prsc

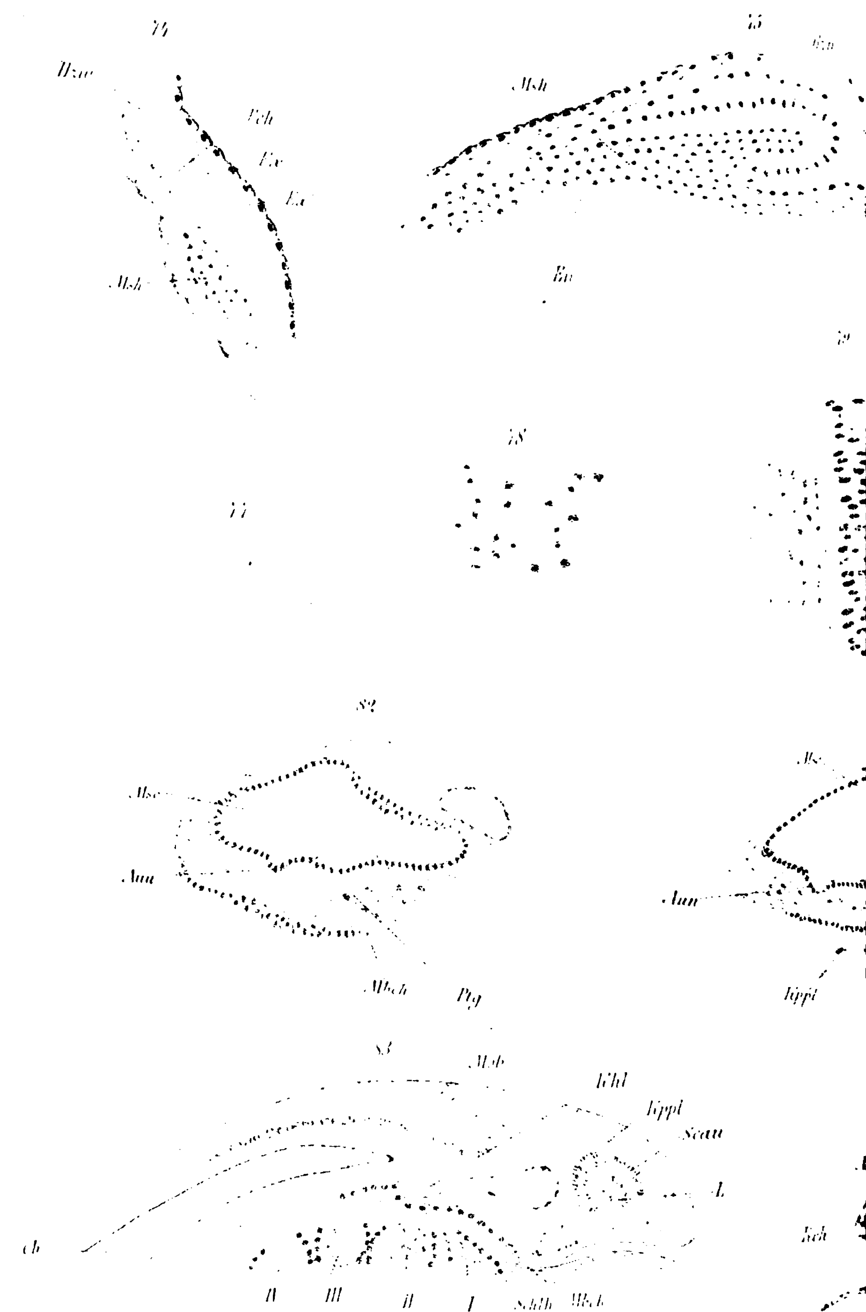

67
Mob
Prsc
Jn


68
Mob
Ob
Hppl
Hph

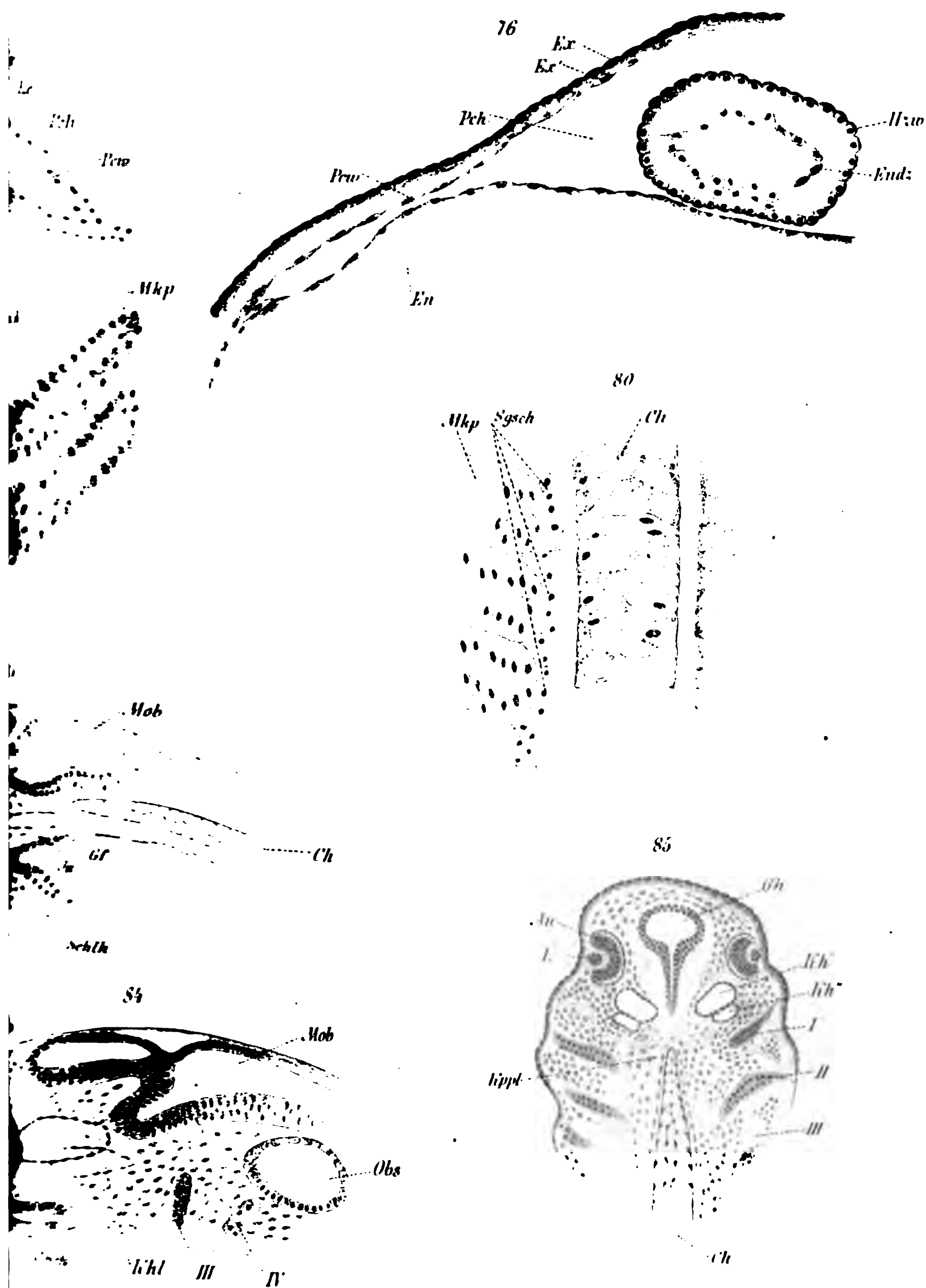

72
Mob
Hppl
Obs
Schlp
En
Ch


73
Mob
Obs
Obs
Hppl
Ch
En





Msh
Msh
En
Ann
Ann
Scau
L
III
I


76
Ex
Ex'
Pch
Prw
En
Hzw
Endz
Mkp
80
Mkp
Sgsch
Ch
Mob
Gf
Ch
Schlk
84
Mob
Obs
Khl
III
IV
85
Oh
Au
L
Kh'
Kh''
I
Kppl
II
III
Ch

ТРУДЫ

ОБЩЕСТВА ЕСТЕСТВОИСПЫТАТЕЛЕЙ

при ИМПЕРАТОРСКОМЪ Казанскомъ Университетѣ.

Томъ X. Вып. 2.

ИСТОРІЯ РАЗВИТІЯ СТЕРЛЯДИ

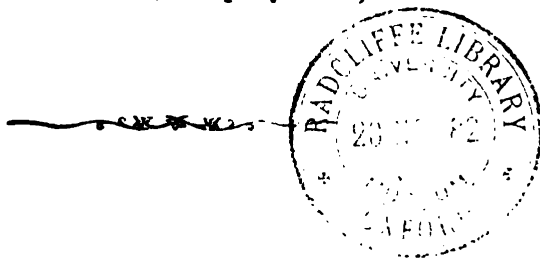
(ACIPENSER RUTHENUS).

Проф. В. Заленскаго.

ЧАСТЬ II.

ПОСТ-ЭМБРІОНАЛЬНОЕ РАЗВИТІЕ И РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ

(съ X таблицами рисунковъ).



КАЗАНЬ.

Типографія Императорскаго Университета.

1880.

Печатано по опредѣленію Общества Естествоиспытателей при Императорскомъ Казанскомъ Университетѣ.

Президентъ *А. Штукенбергъ.*

ОГЛАВЛЕНІЕ II-Й ЧАСТИ.



Примѣчаніе: по ошибкѣ глава XIII обозначена XIV и глава XIV—XV-й.

ГЛАВА VI.

РАЗВИТІЕ НАРУЖНОЙ ФОРМЫ И НАРУЖНЫХЪ ОРГАНОВЪ ВЪ ПОСТ-ЭМБРІОНАЛЬНЫЙ ПЕРІОДЪ.

Эмбріональное развитіе стерляди продолжается обыкновенно отъ 9—12 дней смотря по состоянію атмосферы и, вѣроятно, другимъ физическихъ вліяніямъ. На развитіе имѣетъ вліяніе температура воздуха и воды, какъ и на развитіе всѣхъ вообще организмовъ. Въ теплое время стерляди вылупляются изъ яйца гораздо скорѣе, чѣмъ въ холодное. Въ продолженіи трехлѣтнихъ моихъ наблюденій, развитіе молодыхъ стерлядокъ никогда не продолжалось болѣе 12 дней, потому я нахожу возможнымъ обозначить этотъ срокъ, какъ крайній срокъ, необходимый для развитія зрѣлыхъ мальковъ.

Передъ вылупленіемъ зародышъ весьма сильно движется внутри яйцевыхъ оболочекъ. Эти движенія, по всей вѣроятности, и обусловливаютъ разрывъ оболочекъ и выходъ рыбки изъ яйца. Такъ какъ изъ всѣхъ частей рыбки наиболѣе подвиженъ хвостъ, то разрывъ яйцевыхъ оболочекъ образуется тамъ, гдѣ находится хвостъ рыбки, т. е. противъ брюшной части зародыша. Черезъ образовавшееся отверстіе сначала выходитъ наружу хвостъ, голова же остается нѣкоторое время заключенною въ оболочки. Вскорѣ за освобожденіемъ хвоста, слѣдуетъ выходъ и передней части зародыша. Молодая рыбка ложится на дно, фиксируется посредствомъ своего объемистаго желточнаго пузыря ко дну и дви-

гаетъ весьма усиленно хвостомъ въ обѣ стороны. При этихъ движеніяхъ, передняя часть личинки мало по малу освобождается изъ яйцевыхъ оболочекъ.

Вылупившаяся личинка стерляди, сравнительно съ дефинитивнымъ состояніемъ, весьма низко организована, какъ это видно уже изъ послѣднихъ стадій эмбріональнаго развитія и какъ мы увидимъ это при описаніи пост-эмбріональнаго развитія. Большинство органовъ ея находятся еще въ зачаточномъ состояніи, а нѣкоторые не существуютъ даже и въ зачаткѣ (какъ органы размноженія, плавательный пузырь). Для общей характеристики организаціи личинки, я считаю не лишнимъ указать здѣсь на степень развитія различныхъ органовъ ея. Покровы личинки состоятъ изъ эпидермиса, который образуется, какъ видно изъ эмбріональнаго развитія, изъ двухъ слоевъ. Кожнаго скелета не существуетъ и слѣда. Нервная система существуетъ въ видѣ головнаго и спиннаго мозга съ довольно слабой гистлогической диффренцировкой. Периферическая нервная система образуется только во время пост-эмбріональнаго развитія. Органы чувствъ чрезвычайно слабо развиты, какъ это видно изъ предыдущей главы. Глаза состоятъ только изъ вторичнаго глазнаго пузыря и линзы; органы слуха изъ простаго овальнаго слуховаго мѣшка. Скелетъ, въ видѣ хрящевыхъ образованій не существуетъ и въ зачаткѣ; въ томъ мѣстѣ, гдѣ впослѣдствіе появляется скелетъ, находится скелетородный слой, состоящій изъ эмбріональной соединительной ткани, изъ которой, кромѣ скелета, образуется также и периферическая нервчая система. Сердце является въ видѣ трубки, въ которой еще нельзя различить никакихъ отдѣловъ, служащихъ зачатками отдѣльныхъ частей будущаго сердца. Кровеносные сосуды существуютъ въ видѣ большихъ главныхъ стволовъ; мелкіе сосуды развиваются во время пост-эмбріональнаго развитія

Отдѣльныя части пищеварительнаго канала существуютъ въ видѣ зачатковъ. Средняя часть пищеварительнаго канала, изъ которой впослѣдствіи развивается желудокъ, передняя часть кишечнаго канала и плавательный пузырь, представляетъ сильно выдающійся мѣшокъ, набитый желточными клѣтками. Мы будетъ называть его „желточнымъ мѣшкомъ", какъ онъ называется у костистыхъ рыбъ. Органы мочеотдѣленія являются въ видѣ вольфовыхъ каналовъ, передняя часть которыхъ образуетъ довольно значительную петлю— зачатокъ передней почки или Лейдиговской железы. Органы размноженія не существуютъ даже и въ зачаткѣ.

Пост-эмбріональное развитіе стерляди можетъ быть раздѣлено на два періода, довольно рѣзко отличающихся другъ отъ друга въ морфологическомъ и біологическомъ отношеніяхъ. Въ первое время послѣ вылупленія, личинка развивается на счетъ желтка, который въ громадномъ количествѣ находится въ стѣнкахъ зачатка желудка, или въ такъ называемомъ желточномъ мѣшкѣ; въ это время всѣ зачатки органовъ, образующіеся еще въ эмбріональный періодъ развитія, получаютъ дефинитивное развитіе, а изъ новыхъ образуются скелетъ и почки. Второй періодъ развитія начинается исчезаніемъ желтка въ желточномъ пузырѣ и переходомъ личинки на свой кормъ. Въ это время рыбки гораздо сильнѣе растутъ, чѣмъ въ первый періодъ; у нихъ образуется кожный скелетъ, развиваются зачатки половыхъ органовъ, и наружная форма ихъ получаетъ характерныя признаки, свойственные взрослымъ стерлядямъ. Первый періодъ развитія продолжается обыкновенно три недѣли; въ это время маленькія рыбки чрезвычайно выносливы, отлично растутъ въ чистой водѣ, особливо если вода часто мѣняется, и могутъ быть, безъ особенныхъ предосторожностей, перевозимы на довольно значительныя разстоя-

нія ([1]). Съ наступленіемъ втораго періода развитія, т. е. съ исчезаніемъ питательнаго желтка, наступаетъ въ жизни рыбокъ критическій моментъ, во время котораго многія изъ нихъ погибаютъ. Мои опыты воспитанія молодыхъ стерлядокъ, въ періодъ послѣ исчезанія у нихъ питательнаго желтка, были неудачны. Я не могъ вывести мальковъ далѣе трехнедѣльнаго возраста и долженъ, за неимѣніемъ матеріала, по необходимости ограничиться только описаніемъ развитія органовъ въ первый періодъ пост-эмбріональнаго развитія. Изъ втораго періода я имѣлъ только одну рыбку трехмѣсячнаго возраста и примѣрно около 5 Cm. длины. На ней я могъ видѣть нѣкоторыя стадіи развитія покрововъ, скелета и другихъ органовъ и пополнить, хотя нѣсколько, пробѣлъ, происшедшій отъ недостатка матеріала.

Стерлядка, вылупившаяся изъ яйца, (фиг. 86) по сильному развитію своего желточнаго мѣшка, незначительному развитію головы и по эмбріональной плавниковой оторочкѣ, очень похожа на мальковъ костистыхъ рыбъ. Голова ея является въ видѣ маленькаго бугорка, закругленнаго на переднемъ концѣ и сидящаго на объемистомъ желточномъ пузырѣ. На переднемъ концѣ головы находятся обонятельныя ямки круглыя и отороченныя невысокимъ валикомъ (фиг. 86 Olf). Глаза, не смотря на довольно удовлетворительную прозрачность рыбки, въ первыхъ стадіяхъ развитія совершенно незамѣтны. Это объясняется неразвитіемъ въ нихъ пигмента. Слуховые органы (фиг. 86, gb) замѣтны въ видѣ двухъ овальныхъ мѣшечковъ лежащихъ по бокамъ продолговатаго мозга. На брюшной сторонѣ головы, близко къ желточному пузырю

([1]) Я пробовалъ перевозить рыбокъ на разстояніи около 2000 верстъ на пароходѣ, по желѣзной дорогѣ и въ экипажѣ и довезъ большую часть ихъ въ совершенно удовлетворительномъ состояніи.

помѣщается ротовое углубленіе (фиг. 86 Mb), ограниченное спереди верхнечелюстными отростками первой глоточной дуги (фиг. 86 Md), снизу первою глоточною дугою (фиг. 86 Mx). За первой глоточной дугой слѣдуютъ остальныя дуги, которыя не сходятся своими передними концами на брюшной сторонѣ и являются въ видѣ тонкихъ валиковъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга жаберными слѣпыми мѣшками—зачатками жаберныхъ щелей.

Впереди верхнечелюстнаго отростка, на брюшной сторонѣ головы, находятся два продольныхъ валика, чрезвычайно похожихъ по наружному своему виду на верхнечелюстные отростки и раздѣленныя другъ отъ друга углубленіемъ, которое непосредственно соединяется кзади съ ротовымъ углубленіемъ. Въ моемъ предварительномъ сообщеніи я назвалъ ихъ лицевыми отростками, на томъ основаніи, что они образуются изъ лицеваго отростка, появляющагося во время эмбріональнаго развитія зародыша. Въ настоящее время гомологія ихъ съ подобными же органами другихъ ганоидъ можетъ быть выяснена подробнѣе, благодаря изслѣдованіямъ А. Агассиза надъ развитіемъ Lepidosteus osseus. А. Агассизу удалось лѣтомъ прошлаго года получить оплодотворенныя яйца и рядъ стадій развитія Lepidosteus и, прослѣдивъ такимъ образомъ исторію развитія этой чрезвычайно интересной ганоиды, пополнить весьма чувствительный недостатокъ въ исторіи развитія позвоночныхъ. Эти изслѣдованія обѣщаютъ весьма многое для исторіи развитія ганоидъ вообще, а такъ какъ Lepidosteus есть представитель ганоидъ, стоящихъ близко къ костистымъ рыбамъ, то и для выясненія генетическихъ отношеній ганоидъ къ костистымъ рыбамъ. До сихъ поръ имѣется только предварительное сообщеніе объ изслѣдованіяхъ Агассиза, касающееся только наружныхъ измѣненій

лепидостея въ пост-эмбріональный періодъ развитія (¹). Изъ этихъ изслѣдованій видно, что маленькіе Lepidosteus, вылупившіеся изъ яйца, по общей своей формѣ, представляютъ очень много общаго съ мальками стерлядей и костистыхъ рыбъ. Они имѣютъ такой же сильно развитой желточный пузырь, общій эмбріональный плавникъ, такую же несовершенную организацію, сравнительно съ ихъ дефинитивнымъ состояніемъ, какъ и стерляди. Для насъ въ настоящемъ случаѣ важны нѣкоторыя особенности головы маленькихъ лепидостей, такъ какъ и у мальковъ стерлядей мы встрѣчаемъ нѣкоторое подобіе тѣхъ же особенностей, хотя выраженное въ нѣсколько иной формѣ. На передней части головы у Lepidosteus впереди отверстія рта находится подковообразное углубленіе ограниченное рядомъ бугорковъ, дѣйствующихъ на подобіе сосалъ. Судя по рисункамъ А. Агассиза, эти бугорки находятся на валикообразномъ возвышеніи, ограничивающемъ подковообразное углубленіе. У Lepidosteus эмбріональное сосало существуетъ впродолженіи всего пост-эмбріональнаго періода и, хотя впослѣдствіи измѣняется до того, что окончательно теряетъ свою прежнюю функцію, но въ видѣ маленькаго придатка на передней части головы остается на всю жизнь. Агассизъ сравниваетъ сосало Lepidosteus съ сосаломъ миногъ и находитъ полную аналогію между этими обѣими образованіями. Сосало Lepidosteus играетъ должно быть немаловажную роль въ жизни этихъ рыбокъ въ молодомъ возрастѣ; по описанію Агассиза молодые лепидостеи присасываются посредствомъ него такъ сильно къ стѣнкамъ сосуда, что ихъ ни сколько не безпокоитъ до-

(¹) Al. Agassiz The development of Lepidosteus I, Proc. of American Academiy of Arts and Sciences Vol. XIII October 1878.

вольно значительное движеніе воды, въ которой они находятся.

Если мы сравнимъ описанное *Агассизомъ* сосало лепидостея съ возвышеніями, находящимися у вылупившагося стерляжьяго малька передъ отверстіемъ рта, то увидимъ довольно значительную аналогію между обѣими образованіями, какъ относительно расположенія ихъ на головѣ, такъ и относительно ихъ формы. Мы должны при этомъ обратить вниманіе на слѣдующія характерныя особенности описанныхъ нами возвышеній, а именно во 1-хъ) на то, что онѣ находятся впереди отверстія рта, 2) что онѣ *сходятся* передними своими концами и 3) что онѣ ограничиваютъ полость, которая кзади непосредственно переходитъ въ ротовое углубленіе. Всѣ эти особенности положенія свойственны также и сосалу, или лучше сказать тѣмъ валикамъ, которые ограничиваютъ подковообразное углубленіе лепидостея. Онѣ также сходятся передними концами и образуютъ подковообразный валикъ, а полость, ограниченная ими, также непосредственно переходитъ въ ротовое углубленіе. Разница между сосальнымъ аппаратомъ лепидостея и предротовыми возвышеніями стерляди заключается, какъ видно, только въ степени развитія этихъ частей. У лепидостея онѣ развиты больше и приспособлены къ извѣстной дѣятельности, у стерляди онѣ являются въ видѣ чисто-провизорныхъ образованій, которыя весьма скоро исчезаютъ, не оставляя за собой слѣда и указывая только на общее геетическое происхожденіе съ цѣлесообразно - развитыми органами лепидостея.

Спустя нѣсколько дней послѣ вылупленія, когда голова рыбокъ нѣсколько выростаетъ, предротовыя возвышенія становятся менѣе замѣтными. Онѣ являются въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія (фиг. 87 и 88) въ видѣ не-

значительныхъ возвышеній ограничивающихъ внутренній край носовыхъ ямокъ. Углубленіе, которое находилось между ними, является въ видѣ неглубокой трехъугольной ямки, которая помѣрѣ развитія становится все площе и площе.

Измѣненія формы головы, замѣчаемыя во время этихъ стадій развитія, состоятъ въ расширеніи ея кзади, вслѣдствіе чего голова мало по малу принимаетъ треугольную форму. Это объусловливается главнымъ образомъ развитіемъ жабернаго аппарата, заключающемся сначала въ утолщеніи и выростаніи висцеральныхъ дугъ, а впослѣдствіи (фиг. 88) въ выростаніи жаберной крышки. Въ первое время (фиг. 86) главнымъ образомъ становится замѣтнымъ утолщеніе въ первой висцеральной дугѣ и именно въ нижнечелюстной ея части, которая въ предыдущей стадіи развитія имѣла видъ маленькихъ валиковъ, не сходящихся другъ съ другомъ на брюшной сторонѣ. Теперь же (фиг. 87) обѣ вѣтви нижнечелюстной части 1-й дуги сходятся другъ съ другомъ, но между ними существуетъ еще довольно глубокая вырѣзка, которая однако въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 88) становится мало замѣтною. Остальныя висцеральныя дуги, особенно вторая, нѣсколько выростаютъ и вскорѣ закрываются жаберной крышкою, такъ что на живыхъ малькахъ онѣ съ трудомъ могутъ быть наблюдаемы до появленія въ нихъ скелета. До образованія еще жаберной крышки, на жаберныхъ дугахъ можно замѣтить зачатки жаберныхъ бугорковъ.

Образованіе жаберной крышки происходитъ обыкновенно на второй недѣлѣ пост-эмбріональнаго развитія и начинается въ видѣ складки, идущей отъ второй висцеральной дуги. Сначала жаберная крышка прикрываетъ только вторую жаберную дугу, впослѣдствіе, разрастаясь назадъ (фиг. 88), прикрываетъ также и остальныя дуги. На краю жаберной крышки образуются бугорки окаймляющія ее въ видѣ бах-

ронки (фиг. 89)—зачатки оперкулярной жабры. Съ образованіемъ жаберной крышки само собою начинается образованіе жаберной полости, въ которой помѣщаются всѣ жабры. Хотя жаберная крышка выростаетъ только до уровня третьей висцеральной дуги, а слѣдовательно можно было бы ожидать, что остальныя дуги не будутъ ею закрыты, тѣмъ не менѣе на самомъ дѣлѣ снаружи нельзя замѣтить заднихъ жаберныхъ дугъ. Это происходитъ оттого, что, во время роста жаберной крышки назадъ, положеніе заднихъ дугъ нѣсколько измѣняется. Онѣ поворачиваются задними своими концами впередъ и располагаются не позади предшествующихъ имъ дугъ, а подъ ними и нѣсколько кнутри отъ нихъ. Вслѣдствіе этого жаберный аппаратъ прикрѣпляется къ скелету не по прямой линіи, идущей спереди назадъ, какъ это было во время эмбріональнаго періода и до образованія жаберной крышки, а по дугообразно изогнутой линіи, которая идетъ отъ мѣста прикрѣпленія второй жаберной дуги или отъ слуховой капсулы сначала назадъ потомъ же поворачиваетъ впередъ и внутрь. Этѣ измѣненія въ положеніи жаберныхъ дугъ, которыя становятся ясными при изслѣдованіи скелета, ведутъ къ сближенію жаберныхъ дугъ между собою и къ сокращенію всего пространства, занимаемаго жаберными дугами.

Ко времени исчезанія желточнаго пузыря складка образующая жаберную крышку, растетъ на брюшную сторону и образуетъ брюшную складку, соединяющую обѣ жаберныя крышки вмѣстѣ (фиг. 91 и 95 Opf).

Чтобы покончить съ описаніемъ наружныхъ измѣненій головы я долженъ упомянуть еще объ образованіи усиковъ и о развитіи общей формы головы.

Усики появляются вскорѣ за образованіемъ зачатка оперкулярной складки кожи въ формѣ четырехъ бугорковъ, помѣщающихся надъ отверстіемъ рта, между верхнечелюстными отростками и предротовыми буграми (фиг. 89). Въ ближайшей за тѣмъ стадіи развитія они выростаютъ и, ко времени исчезанія желточнаго пузыря, являются уже въ видѣ довольно длинныхъ цилиндрическихъ отростковъ, достигающихъ своими концами до отверстія рта.

Что касается общей формы головы, то, во времени исчезанія желточнаго пузыря, она уже представляетъ признаки, характерные для осетровыхъ рыбъ вообще. Голова у трехнедѣльныхъ мальковъ имѣетъ примѣрно трехъугольную форму и отличается въ этой стадіи развитія отъ головы взрослой стерляди менѣе заостренной передней частью. Въ этомъ состояніи она напоминаетъ скорѣе голову бѣлуги или осетра. Окончательное развитіе головы, главнымъ образомъ удлиненіе рыла, составляющее характерную особенность стерляди совершается послѣ исчезанія желточнаго пузыря. У трехмѣсячныхъ мальковъ голова имѣетъ уже характерныя признаки, свойственныя стерлядямъ. Она представляетъ сильно заостренный къ переди носъ, на ней сверху развивается кожный скелетъ, а снизу характерныя для стерлядей костяныя бугорки, идущіе въ продольномъ направленіи отъ отверстія рта къ концу носа.

Наконецъ, я долженъ упомянуть еще о томъ, что глаза у стерлядей становятся видными только сравнительно поздно. У вылупившихся мальковъ они совсѣмъ не примѣтны, что происходитъ по всей вѣроятности оттого, что въ нихъ развивается пигментъ chorioideae только послѣ вылупленія стерляди изъ яйца. Глаза становятся видимыми у мальковъ прожившихъ 3-5 дней, (фиг. 87), а на второй недѣлѣ пост

эмбріональнаго развитія уже можно снаружи отличить отдѣльныя части глаза. Замѣчательно, что у Lepidosteus также глаза становятся видимыми черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія.

Однимъ изъ наиболѣе интересныхъ органовъ, являющихся у стерлядей во время пост-эмбріональнаго развитія, служатъ *зубы*. Зубы играютъ роль вполнѣ провизорныхъ органовъ въ развитіи и жизни стерлядей, и появленіе ихъ въ извѣстномъ возрастѣ тѣмъ болѣе интересно, что осетровыя рыбы, а слѣдовательно и стерлядь составляютъ единственныхъ представителей ганоидъ, лишенныхъ зубовъ. Все касающееся развитія зубовъ будетъ мною сообщено при обозрѣніи покрововъ, такъ какъ образованіе этихъ органовъ представляетъ ближайшую аналогію съ развитіемъ накожнаго скелета. Здѣсь я только упомяну о расположеніи и формѣ готовыхъ уже зубовъ. Хотя зубы начинаютъ развиваться довольно рано,—во время появленія оперкулярной складки можно уже видѣть ихъ зачатки, — но окончательнаго развитія они достигаютъ только къ тому времени, когда исчезаетъ желточный пузырь. По всей вѣроятности, появленіе ихъ имѣетъ значеніе при переходѣ молодыхъ стерлядокъ на свой кормъ. Въ это время зубы начинаютъ прорѣзываться. Изъ валиковъ лежащихъ тотчасъ за краемъ верхней и нижней челюсти виднѣются ихъ заостренные концы. На поперечныхъ разрѣзахъ и на просвѣтленныхъ и окрашенныхъ препаратахъ можно убѣдиться, что наружу выходятъ только заостренные кончики зубовъ, основанія же зубовъ заключены еще въ валикахъ и особыхъ чехликахъ, въ которыхъ зубъ начинаетъ свое развитіе.

Зубы имѣютъ форму конусовъ и отличаются сильно заостренными кончиками. Уже при изслѣдованіи ихъ на цѣль-

ной стерлядкѣ. можно въ нихъ ясно различить периферическій блестящій слой, представляющій безструктурную массу и центральный бугорокъ состоящій изъ клѣтокъ. Послѣдній составляетъ зубной сосочекъ, который какъ увидимъ дальше составляетъ первый зачатокъ зуба.

У трехнедѣльныхъ сторлядокъ зубы располагаются на небныхъ хрящахъ и нижней челюсти, на первой жаберной дугѣ. На верхней и нижней челюсти они располагаются въ рядъ въ количествѣ $\frac{9.\ 9.}{5.\ 5.}$ на верхней стѣнкѣ глотки обыкновенно количество зубовъ незначительно.

У трехмѣсячныхъ мальковъ я уже не могъ найти зубовъ. На разрѣзахъ кое гдѣ можно еще замѣтить ихъ остатки, вѣроятно случайные; большинство же зубовъ уже исчезло. Замѣчательно, что вмѣсто зубовъ у стерлядей въ этомъ мѣстѣ находятся сосочки кожи, которые по происхожденію весьма похожи на зубы, но никогда не имѣютъ твердой верхней оболочки.

Провизорная роль, которую играютъ зубы, придаетъ этимъ органамъ большое морфологическое значеніе, особенно въ виду того обстоятельства, что всѣ ганоиды, какъ нынѣ живущія, такъ повидимому и ископаемыя снабжены зубами. Вслѣдствіе этого, на образованіе зубовъ въ извѣстномъ возрастѣ у стерлядей и по всей вѣроятности и у всѣхъ осетровыхъ рыбъ мы должны смотрѣть какъ на довольно важное въ филогенетическомъ отношеніи явленіе, указывающее на генетическую связь осетровыхъ рыбъ съ формами, снабженными зубами. Въ настоящее время конечно трудно рѣшить вопросъ. какія это были формы, которыя были родоначальниками осетровыхъ рыбъ, но не заходя въ предположеніяхъ слишкомъ далеко, мы не можемъ себѣ объяснить появленіе зубовъ у стерлядей иначе, какъ передачею от

родоначальныхъ зубастыхъ формъ. Осетровыя рыбы будутъ представлять намъ поэтому новѣйшіе формы хрящевыхъ ганоидъ, развившіеся изъ ганоидъ, остатки которыхъ по всей вѣроятности скрыты отъ насъ въ видѣ какихъ нибудь ископаемыхъ формъ.

Окончивъ обзоръ главныхъ измѣненій головы въ пост-эмбріональный періодъ, мы можемъ перейти къ другимъ наружнымъ органамъ стерляди. Изъ этихъ органовъ наиболѣе интересны плавники, которые тотчасъ по вылупленіи личинки изъ яйца являются въ формѣ общей кожистой оторочки, одѣвающей всю спинную сторону зародыша и часть брюшной. Изъ этой общей оторочки развивается система непарныхъ плавниковъ; кромѣ нихъ во время пост-эмбріональнаго развитія начинаютъ также развиваться и парные плавники, или оконечности. Что касается послѣднихъ, то здѣсь я сообщу только тѣ факты, которые касаются ихъ появленія и наружныхъ измѣненій.

Переднія и заднія оконечности стерлядей появляются не одновременно. Зачатки переднихъ оконечностей становятся замѣтными черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія въ видѣ двухъ полукруглыхъ продольныхъ валиковъ, лежащихъ сзади головы. Впослѣдствіе, когда голова выростаетъ назадъ, разстояніе между передними оконечностями и головою становится гораздо меньше. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться, что зачатки переднихъ оконечностей (а также и заднихъ) представляетъ складки кожи, въ которую врастаетъ средній зародышевый листъ, дающій скелетъ. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія замѣтно выростаніе грудныхъ плавниковъ и появленіе въ нихъ такъ называемыхъ роговыхъ лучей. Выростаніе обыкновенно идетъ назадъ и, къ концу третьей недѣли пост-эмбріональнаго развитія, пе-

реднія оконечности имѣютъ лопатообразную форму; въ передней ихъ части образуется хрящевый скелетъ, о которомъ будетъ рѣчь впереди, задняя часть состоитъ изъ роговыхъ блестящихъ лучей связанныхъ между собою кожею. Къ этому времени окончательно развиваются мышцы, которыми переднія оконечности приводятся въ движеніе. Заднія оконечности развиваются гораздо позже. Онѣ появляются только въ началѣ третьей недѣли.

Непарная оторочка, изъ которой развивается система непарныхъ плавниковъ, появляется еще во время эмбріональнаго развитія. У вылупившихся рыбокъ она имѣетъ форму складки, начинающейся тотчасъ же позади головы, проходящей по всей спинной сторонѣ, огибающей заднюю часть тѣла и оканчивающейся на брюшной сторонѣ у задняго края желточнаго пузыря (фиг. 86). На спинной сторонѣ общая плавниковая оторочка не высока; она расширяется къ хвосту и на брюшной сторонѣ и представляетъ въ сущности ту же самую форму и положеніе, какъ у костистыхъ рыбъ, гдѣ она была изслѣдована у очень многихъ родовъ. Вскорѣ послѣ вылупленія стерляди изъ яйца, на плавниковой оторочкѣ можно замѣтить зачатки отдѣльныхъ плавниковъ являющіеся въ формѣ расширеній, происходящихъ вслѣдствіе неравномѣрнаго роста оторочки въ различныхъ мѣстахъ. Такихъ расширеній появляется три: одно изъ нихъ находится въ задней части спинной стороны и составляетъ зачатокъ спиннаго плавника, другое на хвостовомъ концѣ— внизу хорды — зачатокъ хвостоваго плавника, и наконецъ третье противуположное спинному расширенію на брюшной сторонѣ—зачатокъ заднепроходнаго плавника (фиг. 93). Всѣ эти расширенія въ скоромъ времени являются въ видѣ лопастей, связанныхъ между собою очень тонкими перемычками—остатками прежней общей оторочки. Въ плавнико

ныхъ лопастяхъ къ концу 3-ей недѣли образуются роговые лучи, а со стороны скелета хрящевыя образованія, служащія поддержкою плавникамъ.

Кромѣ явленій общихъ при развитіи всѣхъ плавниковъ, развитіе хвостоваго плавника представляетъ интересъ по отношенію его къ заднему концу хорды, и поэтому мы должны разсмотрить развитіе его нѣсколько подробнѣе. Въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія хорда идетъ по срединѣ хвостоваго плавнака, т. е. хвостъ только что вылупившейся стерляди представляетъ гомоцеркальный типъ строенія, какъ и у многихъ другихъ рыбъ (фиг. 86). Во время образованія плавниковыхъ лопастей, хвостовый плавникъ расширяется на брюшной сторонѣ и въ это же время задній конецъ хорды нѣсколько изгибается вверхъ (фиг. 93). Это изгибаніе хорды незначительно сравнительно съ тѣмъ, которое замѣчается у костистыхъ рыбъ въ соотвѣтствующей стадіи развитія ([1]). По мѣрѣ выростанія хвостоваго плавника, искривленіе хорды вверхъ увеличивается, и у трехмѣсячныхъ мальковъ хвостъ представляетъ уже дефинитивную гетероцеркальную форму. При этомъ, въ срединѣ спиннаго плавника образуются хрящевые лучи.

Образованіе хвостоваго плавника у стерлядей сводится на выростаніе брюшной части задняго конца плавниковой оторочки. Этимъ вырастаніемъ по всей вѣроятности обусловливается изгибаніе хорды вверхъ т. е. переходъ отъ гомоцеркальной (лептокардіальной) формы въ гетероцеркальную. При этомъ на хвостовомъ плавникѣ не образуется отдѣльныхъ лопастей, какъ это бываетъ у костистыхъ рыбъ или

([1]) *A. Agassiz*. On the young stages of some osseous fishes. I. (Proc. of. the American Academy of Arts and Sciences Vol. XIII. 1877).

Lepidosteus и, въ этомъ отношеніи, стерляди представляютъ довольно значительныя отличія сравнительно съ послѣдними. У стерлядей развитіе гетероцерціи совершается гораздо проще чѣмъ у костистыхъ рыбъ и Lepidosteus, и мнѣ кажется, что эта простота представляетъ нѣкоторый морфологическій интересъ. По изслѣдованіямъ Агассиза надъ цѣлымъ рядомъ костистыхъ рыбъ (6-ю видами Pleuronectes, Atherina, Batrachus, Gadus, Ctenolabrus, Lophius, Gasterosteus, Fundulus, Phycis, Cottus, Menhaden, Temnodon и проч.), переходъ лептокардіальнаго строенія хвоста въ гетероцеркальный начинается также какъ у стерлядей ростомъ брюшной части хвостоваго плавника и искривленіемъ конца хорды съ окружающими ея частями кверху. Этимъ однако дѣло не оканчивается. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія хвостовый плавникъ раздѣляется на двѣ лопасти: верхнюю, въ которой помѣщается конецъ хорды, и нижнюю, которая превращается въ дефинитивный хвостовой плавникъ. По мѣрѣ выростанія нижней лопасти и образованія въ ней лучей, верхняя часть мало по малу сокращается и въ концѣ концовъ совершенно исчезаетъ, уступая мѣсто нижней лопасти, которая, разростаясь на концѣ хвоста, одна составляетъ хвостовой плавникъ. Послѣдній, какъ извѣстно изъ наблюденій *Гексли*, сохраняетъ у костистыхъ рыбъ только наружную гомоцерцію, въ сущности же онъ представляетъ нѣсколько видоизмѣненный типъ гетероцеркальнаго плавника. Нѣсколько иначе чѣмъ у костистыхъ рыбъ, развивается хвостовой плавникъ Lepidosteus (¹). Уже при началѣ объ

(¹) *A. Agassiz* The development of Lepidosteus. Part. I. въ Proc. of the American Academy of Arts and Sciences. Vol. XIII. 1878.

особленія отдѣльныхъ плавниковъ изъ общей плавниковой оторочки, можно замѣтить, между зачатками прочихъ лопастей, зачатокъ лопасти, которая впослѣдствіи становится хвостовымъ плавникомъ. У Lepidosteus хвостовый плавникъ состоитъ, какъ и у костистыхъ рыбъ, сначала изъ двухъ лопастей, но развитіе этихъ лопастей идетъ у него нѣсколько иначе, чѣмъ у послѣднихъ.

Сравнивая развитіе гетероцерціи хвостоваго плавника стерлядей съ развитіемъ ея у костистыхъ рыбъ, мы не можемъ не замѣтить, что существенныя отличія между ними выражаются только въ поздній періодъ развитія, сначала же процессъ идетъ у тѣхъ и другихъ совершенно аналогично. Первые признаки гетероцерціи у стерлядей и у костистыхъ рыбъ сходны и выражаются въ выростаніи брюшной части хвостоваго плавника. Позднѣйшія явленія, свойственныя костистымъ рыбамъ: объособленіе брюшной лопасти отъ спинной, не свойственны стерляди. Перенося эти факты на филогенетическую почву, мнѣ кажется ихъ можно объяснить тѣмъ, что явленія, замѣчаемыя у костистыхъ, представляютъ приспособленія свойственныя этому классу, но развившіяся изъ тѣхъ коренныхъ формъ, которыя общи какъ для стерлядей, такъ и для костистыхъ рыбъ вмѣстѣ. Въ исторіи развитія ганоидъ и костистыхъ рыбъ существуетъ много аналогичныхъ явленій, которыя въ большинствѣ случаевъ указываютъ на то, что хрящевыя ганоиды представляютъ болѣе примитивный, но тѣмъ не менѣе близко стоящій къ костистымъ рыбамъ, классъ рыбъ. Это заключеніе вполнѣ согласуется съ сравнительно-анатомическими и съ палеонтологическими фактами. Остатки ганоидъ встрѣчаются раньше остатковъ костистыхъ рыбъ. Опираясь на эти факты, мы можемъ смотрѣть на измѣненія хвостоваго плавника у стерлядей, какъ на самую примитивную форму раз-

витія гетероцерціи, а на соотвѣтственныя явленія у костистыхъ рыбъ т. е. на раннія стадіи развитія хвостоваго плавника у нихъ, какъ на указаніе генетической связи между ганоидами и костистыми рыбами.

Въ моемъ предварительномъ сообщеніи о пост-эмбріональномъ развитіи стерляди, я высказалъ мнѣніе, что рядъ спинныхъ щитковъ, идущихъ у осетровыхъ отъ задняго конца головы къ спинному плавнику, соотвѣтствуетъ спинному плавнику другихъ рыбъ, а каждый щитокъ въ отдѣльности гомологиченъ лучу плавника. Я основывалъ тогда свое мнѣніе на изслѣдованіяхъ *Гертвига* (¹) надъ строеніемъ спинныхъ щитковъ и, главнымъ образомъ, на томъ 1) что спинные щитки составлены изъ двухъ пластинокъ, подобно лучамъ плавниковъ и 2) на томъ что на переднемъ концѣ спиннаго плавника находятся щитки, которые отличаются съуженной спереди и сбоковъ и вытянутой вверхъ формой и представляютъ такимъ образомъ переходныя формы отъ щитковъ къ лучамъ плавниковъ. Послѣ появленія моего предварительнаго сообщенія появилась статья *Гетте* (²), въ которой онъ приходитъ къ тому же заключенію на основаніи слѣдующихъ новыхъ анатомическихъ и эмбріологическихъ данныхъ: 1) Изслѣдованіе такъ называемыхъ остистыхъ отростковъ позвоночника осетровъ показало, что эти отростки не гомологичны остистымъ отросткамъ другихъ рыбъ и позвоночныхъ животныхъ, а гомологичны подпоркамъ (Flossenträger) лучей плавниковъ. Въ плавникахъ эти

(¹) *O. Hertwig.* Über das Hautskelet der Fische (Morph. Jahrbuch. Bd. II стр. 50.)

(²) *Götte.* Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystem d Wirbelthiere (Arch. f. microsc. Anatomie Bd. XV стр. 446—448).

отростки и исполняютъ роль подпоровъ; но кромѣ плавниковъ они находятся еще и на всемъ остальномъ протяженіи позвоночника, лежатъ подъ костяными щитками и у молодыхъ стерлядей соотвѣтствуютъ числу спинныхъ щитковъ. Изъ этого слѣдуетъ, что въ анатомическомъ отношеніи рядъ спинныхъ щитковъ соотвѣтствуетъ плавникамъ. 2) *Гетте* удалось изслѣдовать такую стадію развитія стерляди, которой я получить не могъ, а именно стадію, во время которой происходитъ образованіе спинныхъ щитковъ. Въ это время (стерлядь $1\frac{1}{2}$ cm. длины) у стерляди еще существуетъ остатокъ прежняго общаго плавника на спинной сторонѣ туловища а также существуютъ обособленные дефинитивные плавники. Въ послѣднихъ образуются тонкія эластичныя лучи, въ туловищномъ же плавникѣ кромѣ этихъ лучей образуются костяныя коническіе лучи, которые впослѣдствіи превращаются въ костяные щитки спиннаго ряда. Каждому костяному лучу соотвѣтствуетъ хрящевая подпорка внутренняго скелета.

Во избѣжаніе описаній отдѣльныхъ стадій развитія при изложеніи развитія органовъ, я буду объозначать этѣ стадіи развитія зародыша буквами слѣдующимъ образомъ:

Стадія А—представляетъ только что вылупившуюся стерлядь (фиг. 86).

Стадія В—стерлядь, въ которой начинается образованіе operculum (фиг. 88).

Стадія С—стерлядь, въ которой образуются хрящи въ скелетѣ головы (фиг. 90).

Стадія D—трехнедѣльная стерлядь (фиг. 91) въ которой исчезаетъ желточный пузырь.

Фиг. 87 и 89 представляютъ промежуточныя стадій развитія: первая—между A и B, вторая—между B и C.

Во время первыхъ трехъ недѣль пост-эмбріональнаго развитія, стерлядь выростаетъ почти въ $2\frac{1}{2}$ раза. Въ различныя изъ названныхъ стадій развитія стерлядь представляетъ слѣдующую величину:

Стадія A—5 Mm.
— A-B—$6\frac{1}{2}$ Mm.
— B—8 Mm.
— C—$9\frac{1}{2}$ Mm.
— C-D—11 Mm.
— D—12 Mm.

ГЛАВА VII.

НАРУЖНЫЕ ПОКРОВЫ. КОЖНЫЙ СКЕЛЕТЪ. РАЗВИТІЕ ЗУБОВЪ.

1. Покровы и скелетъ.

Во время эмбріональнаго развитія наружные покровы состоятъ исключительно изъ эктодерма. Въ такомъ же видѣ они остаются и въ продолженіи бо́льшей части пост-эмбріональнаго развитія, до исчезанія желточнаго пузыря. Въ эктодермѣ можно различить тѣ же два слоя (основной и покровный), которые такъ легко различаются еще въ раннія стадіи эмбріональнаго развитія. Покровный слой въ нѣкоторыхъ мѣстахъ зародыша, напр. на головѣ, утолщается и состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ клѣтокъ; основной же листъ тамъ, гдѣ онъ ясно отграниченъ отъ покровнаго, всегда остается однослойнымъ.

Дальнѣйшія измѣненія кожи и развитіе кожнаго скелета совершаются послѣ исчезанія желточнаго пузыря. У трехмѣсячныхъ стерлядовъ весь накожный скелетъ уже развитъ и ничѣмъ не отличается отъ вполнѣ развитаго скелета. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось вывести стерлядей далѣе трехнедѣльнаго срока. Такъ какъ я поэтому не могъ прослѣдить первыхъ стадій развитія кожнаго скелета, то я ограничусь въ этой главѣ описаніемъ скелета трехмѣсячной стерляди. Спинные и брюшные щитки сохраняютъ у стерлядей въ этомъ возрастѣ еще прежнія отношенія къ различнымъ слоямъ кожи и, такъ какъ развитіе щитковъ представляетъ большую аналогію съ развитіемъ зубовъ, то сопоставляя анатомическое строеніе кожнаго скелета трехмѣсячной стерляди съ извѣстными стадіями развитія зубовъ, мы въ состояніи будемъ, на основаніи строенія, сдѣлать извѣстные выводы и о развитіи кожнаго скелета.

Въ кожѣ стерлядей можно различить эпидермоидальный и кожный слой. Первый образуется изъ эктодерма; развитіе котораго я не могъ прослѣдить; но, судя по аналогіи съ другими животными, нѣтъ сомнѣнія, что онъ происходитъ изъ мезодерма (и по всей вѣроятности изъ той части послѣдняго, которая располагается между мускульными пластинками). Для уясненія себѣ способа образованія кожнаго скелета, я считаю удобнымъ изслѣдовать разрѣзы черезъ кожу, и именно въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ уже находятся костяные щитки, шипы и проч. костяныя образованія, появляющіяся въ кожѣ.

Фиг. 96 и 97 представляютъ два разрѣза черезъ кожу, въ мѣстахъ образованія кожнаго скелета; на фиг. 96 нарисованъ разрѣзъ черезъ боковой щитокъ, составляющій костяной покровъ для боковаго канала, на фиг. 97—раз-

рѣзъ черезъ одинъ изъ многихъ костяныхъ шиповъ, разсѣянныхъ по всей кожѣ стерляди, между большими щитками.

Эпидермоидальный слой кожи становится замѣтнымъ даже при изслѣдованіи препаратовъ невооруженнымъ глазомъ, благодаря присутствію въ немъ громаднаго количества слизистыхъ клѣтокъ (фиг. 96 и 99 Schz), составляющихъ довольно характерную особенность кожи осетровыхъ ганоидъ. Уже *Лейдигъ* (¹) обратилъ вниманіе на присутствіе этихъ клѣтокъ у осетровъ и на аналогію, которую представляютъ въ этомъ отношеніи ганоиды съ костистыми рыбами въ отличіе отъ селахій, у которыхъ эти слизистыя клѣтки являются въ гораздо меньшемъ количествѣ. Хотя *Гертвигъ* (²) и говоритъ, что у зародышей селахій слизистыя клѣтки довольно обыкновенны, но достаточно посмотрѣть рисунки разрѣзовъ кожи, приложенные къ его сочиненію, чтобы убѣдиться въ томъ, что количество слизистыхъ клѣтокъ у селахій является ничтожнымъ, сравнительно съ количествомъ ихъ у стерлядей. *Гертвигъ* полагаетъ, что мы въ правѣ, на основаніи филогенетической послѣдовательности различныхъ классовъ рыбъ, разсматривать слизистыя клѣтки костистыхъ рыбъ, какъ унаслѣдованныя отъ селахій. Сравнительно-анатомическія и эмбріологическія факты едва ли говорятъ въ пользу этого предположенія. Между различными классами рыбъ наибольшее развитіе слизистыхъ клѣтокъ выпадаетъ на долю циклостомъ, ганоидъ и костистыхъ рыбъ, а такъ какъ ганоиды (какъ это будетъ доказано въ послѣд-

---

(¹) *Leydig*. Anatomisch—hystolog. Unters. üb. Fische u. Reptilien стр. 34.

(²) *O. Hertwig*. Uber Bau und Entw. der Placoidschuppen etc. Jenaisch Zeitschr. Bd. VIII стр. 335 и 336.

ней главѣ) и костистыя рыбы не могутъ быть разсматриваемы какъ непосредственные потомки селахій, то на существованіе слизистыхъ клѣтокъ у селахій мы скорѣе должны смотрѣть, какъ на остатокъ отъ общей для ганоидъ и селахій коренной формы. У ганоидъ и костистыхъ рыбъ развитіе слизистыхъ клѣтокъ достигаетъ весьма значительной степени, у селахій напротивъ находится въ состояніи регресса.

Въ эпидермисѣ стерлядей легко различаются два слоя: верхній (Schz. фиг. 96 и 97) и нижній (Msch. фиг. 96 и 97). Слизистыя клѣтки составляютъ наибольшую часть верхняго слоя эпидермиса, а нижній слой (фиг. 96 и 97 Msch) состоитъ изъ маленькихъ цилиндрическихъ клѣтокъ, хорошо окрашивающихся гематоксилиномъ и довольно тѣсно стоящихъ другъ къ другу. Кромѣ слизистыхъ клѣтокъ, въ верхнемъ слоѣ находятся маленькія, также хорошо окрашивающіяся клѣтки, лежащія вокругъ слизистыхъ и имѣющія овальную форму. Верхній и нижній слои эпидермиса довольно ясно отличаются другъ отъ друга, благодаря различной величинѣ ихъ клѣтокъ и правильному однорядному расположенію клѣтокъ нижняго слоя. По всей вѣроятности, оба слоя соотвѣтствуютъ основному и покровному слоямъ экзодерма, которые какъ мы видѣли довольно рѣзко отличаются другъ отъ друга и у вылупившейся личинки. Верхній слой вѣроятно образуется изъ покровнаго, нижній изъ основнаго листовъ экзодерма.

Кожа (corium) молодыхъ стерлядокъ состоитъ, какъ и у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ изъ волокнистой соединительной ткани. Волоконца очень тѣсно сплетаются другъ съ другомъ, лежатъ въ горизонтальномъ направленіи и образуютъ довольно плотную ткань въ которой безъ реагентовъ

невозможно видѣть клѣтокъ. При дѣйствіи уксусной кислоты проявляются клѣтки, которыя находятся однако въ нижнихъ слояхъ кожи въ довольно незначительномъ количествѣ. Въ общемъ, кожный слой представляетъ незначительную толщину, не превышающую толщину эпидермоидальнаго слоя. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи, онъ все болѣе и болѣе уплотняется вслѣдствіе того, что волоконца его лежатъ ближе другъ къ другу, чѣмъ на границѣ съ эпидермисомъ. Периферическая часть кожнаго слоя напротивъ представляетъ гораздо болѣе рыхлую ткань, съ болѣе прозрачнымъ межклѣточнымъ веществомъ и съ большимъ количествомъ клѣтокъ. Въ тѣхъ мѣстахъ кожи, которыя лежатъ между кожнымъ скелетомъ, она является въ видѣ чрезвычайно тонкаго слоя, могущаго легко остаться незамѣченнымъ, если бы онъ не утолщался въ тѣхъ мѣстахъ гдѣ находятся кожный скелетъ; подъ щитками и шипиками (фиг. 96 и 97 Pcr) напротивъ она представляетъ весьма значительныя утолщенія въ видѣ бугровъ, которыя становятся тоньше къ краямъ щитковъ. Чѣмъ больше щитокъ, тѣмъ болѣе это утолщеніе и тѣмъ яснѣе отношеніе этого утолщенія къ къ остальнымъ частямъ кожи. Поэтому для болѣе подробнаго изслѣдованія этой, весьма важной для кожнаго скелета части кожи, надо выбирать разрѣзы большихъ щитковъ. Однимъ изъ весьма удобныхъ объектовъ въ этомъ отношеніи могутъ служить боковые щитки.

Боковой щитокъ представляетъ овальную костяную пластинку, лежащую тотчасъ подъ эпидермисомъ, заостренную въ видѣ конуса по срединѣ и имѣющую вслѣдствіе этого на поперечныхъ разрѣзахъ трехъугольную форму (фиг. 96 Sch) Основаніе боковыхъ щитковъ обыкновенно тоньше верхушки). Подъ рядомъ боковыхъ щитковъ, какъ извѣстно,

проходитъ боковой каналъ, который обхватывается со всѣхъ сторонъ костяными щитками, образующими вмѣстѣ костяную трубку, отвѣчающую по объему боковому каналу и составляющую его скелетъ. Для образованія этого костяного влагалища, отъ наружныхъ пластинокъ щитка отходятъ отростки внутрь, которые и охватываютъ боковой каналъ снизу. Въ мѣстахъ прохожденія вѣтвей нерва къ боковому каналу, эти отростки не сходятся и образуютъ трубку, черезъ которую проходитъ нервъ (фиг. 96 N).

Боковой щитокъ покоится на утолщеніи кожнаго слоя, о которомъ была рѣчь впереди и которое подъ большими боковыми щитками чрезвычайно сильно развито (фиг. 96 Pcr). На поперечныхъ разрѣзахъ можно легко убѣдиться, что это утолщеніе состоитъ изъ соединительной ткани, характеризующейся сильнымъ развитіемъ межклѣтнаго вещества, ячеистыхъ элементовъ и напротивъ слабымъ развитіемъ волоконецъ. При этомъ, волоконца, которыя въ кожномъ слоѣ имѣютъ горизонтальное направленіе, въ подщитковомъ бугрѣ мѣняютъ его. Они направляются своими концами вверхъ, внутрь бугра и образуютъ тамъ сѣть, между петлями которой очень легко можно видѣть большое количество клѣтокъ. Переходъ отъ плотной соединительной ткани въ рыхлую совершается не вдругъ. На нижней границѣ подщитковаго бугра можно уже замѣтить измѣненіе въ направленіи волоконецъ и, обусловленное имъ, разрыхленіе ткани; по мѣрѣ удаленія снизу вверхъ, это разрыхленіе становится сильнѣе, наконецъ, въ верхней части бугра можно уже видѣть негустую сѣть волоконъ и, напротивъ, большое количество соединительнотканныхъ ячеекъ. Этотъ подщитковый бугоръ и составляетъ главный матеріалъ для образованія щитка, какъ это показываетъ 1) аналогичное развитіе зубовъ у стер-

ляди и 2) аналогичное съ этимъ образованіе плакоидныхъ чешуекъ селахій. На описываемомъ препаратѣ (фиг. 96), между подщитковымъ бугромъ и костяною пластинкою щитка, находится пластинка соединительной ткани (фиг. 96 Os), въ которой волоконецъ нельзя уже замѣтить и которая вѣроятно готовится къ переходу въ костное вещество. Въ пользу такого перехода говоритъ то, что внутренніе края костяныхъ пластинокъ щитка въ этомъ мѣстѣ зазубрены, а нѣкоторыя клѣтки соединительной ткани находятся въ выемкахъ костнаго вещества, т. е. охватываются имъ. Такая же ткань наполняетъ пространство между боковымъ каналомъ и футляромъ, образуемымъ для него со стороны боковаго щитка. Въ заключеніе, я долженъ замѣтить что подщитковый бугоръ представляетъ главное мѣсто скопленія пигментныхъ клѣтокъ.

Маленькія костяные шипики, разбросанные въ различныхъ мѣстахъ кожи, между большими щитками устроены въ общихъ чертахъ аналогично съ описаннымъ строеніемъ боковыхъ щитковъ. Они представляютъ однако нѣкоторую разницу въ частностяхъ, касающихся эпидермоидальнаго слоя; кожный же слой представляетъ тѣ же отношенія къ костному шипу, какъ и въ боковыхъ чешуйкахъ. Костяной шипикъ (фиг. 97 Sch) сидитъ на особомъ бугоркѣ, который составляетъ утолщеніе периферической части кожнаго слоя и отличается также большимъ количествомъ ячеистыхъ элементовъ и отсутствіемъ волокнистости въ межклѣтномъ веществѣ. Въ этомъ бугрѣ находятся пигментныя клѣтки. Что касается формы самаго шипа, то она вполнѣ соотвѣтствуетъ формѣ боковыхъ щитковъ. Въ шипикахъ также какъ и въ щиткахъ можно различить основную расширенную пластинку и заостренную среднюю коническую часть. Эти обѣ части не такъ рѣзко разграни-

чены въ щиткахъ, какъ въ шипикахъ. Основаніе шипика плотно сидитъ на кожномъ бугоркѣ, верхушка же направляется вверхъ, нѣсколько изгибается впередъ и прикрыта обоими слоями эпидермиса; въ описываемой стадіи развитія она плотная.

Эпидермисъ, покрывающій костяной шипикъ съ его пластинкою, состоитъ, какъ и вездѣ, изъ двухъ слоевъ, характеризующихся описанными выше признаками, но отношеніе этихъ слоевъ къ постоянному шипику нѣсколько иное, чѣмъ въ боковыхъ щиткахъ. Эпидермисъ, налегающій на основную костяную пластинку шипа представляетъ совершенно развитыя слизистыя клѣтки и, также хорошо развитый, нижній слой цилиндрическихъ клѣтокъ. При переходѣ пластинки въ шипъ, оба слоя эпидермиса нѣсколько измѣняются. Слизистыя клѣтки исчезаютъ и мѣсто ихъ занимаютъ маленькія клѣтки верхняго слоя эпидермиса, располагающіяся въ другихъ мѣстахъ между слизистыми клѣтками. Вслѣдствіе исчезанія слизистыхъ клѣтокъ, эпидермисъ становится на верхушкѣ шипика гораздо тоньше, чѣмъ у его основанія. Нижній слой, налегающій сверху на основную пластинку шипа, при переходѣ пластинки въ шипъ образуетъ вокругъ шипа чехликъ, стѣнки котораго нѣсколько отстаютъ отъ костянаго шипа, а верхушка соприкасается съ плющенными клѣтками верхняго слоя эпидермиса. (фиг. 97 Schk.) Чехликъ, происходящій изъ нижняго слоя эпидермиса, имѣетъ весьма важное морфологическое значеніе; роль его выяснится при сравненіи развитія зубовъ съ развитіемъ кожнаго скелета у стерляди и селахій, и мы воротимся къ нему еще впослѣдствіи. Теперь же я только замѣчу, что клѣтки чехлика отличаются отъ клѣтокъ нижняго слоя эпидермиса нѣсколько болѣе сплющенной формою.

Наши свѣдѣнія объ анатомическомъ строеніи кожи и кожнаго скелета осетровыхъ рыбъ обогатились въ послѣднее время прекраснымъ изслѣдованіемъ *О. Гертвига* (¹). О. Гертвигъ изслѣдовалъ кожный скелетъ и кожу стерлядей отъ 12—30 cm. длины, слѣдовательно такихъ, которыя по возрасту значительно превышаютъ наиболѣе взрослую стерлядь, изслѣдованную мною. У такихъ стерлядей кожный скелетъ совершенно уже развитъ, слѣдовательно о развитіи его Гертвигъ долженъ былъ судить отчасти по аналогіи съ изслѣдованными имъ же костистыми рыбами и селахіями, отчасти по нѣкоторымъ особенностямъ дефинитивнаго строенія скелета. Отсюда понятно, что нѣкоторые выводы этого ученаго являются нѣсколько преждевременными и я считаю нелишнимъ, прежде нежели мы перейдемъ къ изслѣдованію развитія зубовъ и сравненію развитія послѣднихъ съ различными формами накожнаго скелета, вкратцѣ сообщить результаты Гертвиговскаго изслѣдованія и тѣ пункты, въ которыхъ его выводы расходятся съ моими. Гертвигъ даетъ совершенно вѣрное описаніе кожнаго слоя покрововъ стерляди и различаетъ въ немъ тѣ же слои, которые были выше описаны мною. Нижній слой состоитъ по Гертвигу изъ перекрещивающихся горизонтальныхъ пластинокъ соединительной ткани и вертикальныхъ пучковъ волоконъ (loc cit. стр. 48); верхній, который онъ называетъ подэпителіальнымъ слоемъ, является въ видѣ тонкаго слоя рыхлой ткани. Такъ какъ Гертвигъ изслѣдовалъ стерлядь такого возраста, когда большая часть кожнаго скелета уже образовалась, то онъ по видимому незамѣтилъ утолщеній рыхлаго слоя кожи которыя я назвалъ подщитковыми буграми и которыя мало

(¹) *O. Hertwig*. Über das Hautskelet der Fische (Morph. Jahrbuch. Bd. II.)

по малу превращаются въ костное вещество. Затѣмъ, ему остался неизвѣстнымъ и эпидермоидальный чехликъ, который одѣваетъ шипики и который имѣетъ весьма важное значеніе для уясненія себѣ гомологіи между окостенѣніями кожи и слизистой оболочки рта (зубами). Отсутствіемъ наблюденія раннихъ стадій развитія кожнаго скелета можно себѣ объяснить то заключеніе *Гертвига*, что у осетровъ „не существуетъ той однородности въ окостенѣніяхъ кожи и слизистой оболочки рта, которое является у селахій“ (loc. cit. стр. 62). Отсутствіе однородности Гертвигъ видитъ въ недостаткѣ нѣкоторыхъ такихъ частей въ кожномъ скелетѣ, *которыя* являются въ зубахъ. Такъ напр. въ зубахъ, находящихся на жаберныхъ дугахъ взрослыхъ стерлядей онъ нашелъ эмальный слой и дентиновыя трубочки, тогда какъ въ костяныхъ щиткахъ кожи этихъ частей не находится. Подобнаго рода различія въ строеніи зубовъ и кожныхъ щитковъ и чешуекъ попадаются весьма часто между различными представителями одного и того же класса рыбъ и представляютъ вторичныя измѣненія, которыя конечно не такъ важны, какъ сходство въ самомъ типѣ развитія, въ однородности развитія кожнаго скелета на различныхъ частяхъ тѣла. Выходя изъ того основнаго положенія, что кожный скелетъ селахій представляетъ примитивную форму, изъ которой путемъ вторичныхъ измѣненій происходятъ различныя другія формы кожнаго скелета костистыхъ рыбъ и ганоидъ, Гертвигъ ставитъ въ число признаковъ примитивной формы такіе, какъ напр. существованіе эмали, присутствіе дентиновыхъ трубочекъ, которые сами по себѣ могутъ быть приняты за вторичныя измѣненія. На этомъ основаніи разрѣшая вопросъ: слѣдуетъ ли кожныя щитки осетровыхъ рыбъ выводить изъ кожныхъ зубовъ сомовыхъ рыбъ, или обратно? Гертвигъ приходитъ къ заключенію въ пользу примитивности

зубовъ сомовыхъ рыбъ сравнительно съ щитками осетровыхъ. Ошибочность подобнаго заключенія очевидна уже изъ того, что хрящевыя ганоиды во всѣхъ другихъ отношеніяхъ представляютъ болѣе примитивныя формы, чѣмъ костистыя рыбы. Причина ошибки заключается въ основномъ положеніи, изъ котораго выходитъ Гертвигъ и которое, какъ увидимъ, не находитъ подтвержденія и относительно всѣхъ другихъ частей организаціи селахій, по сравненіи ихъ съ другими рыбами. Правильность выводовъ изъ эмбріологическихъ фактовъ можетъ быть достигнута тогда, когда въ основѣ сравненія лежатъ точные эмбріологическіе факты; въ данномъ случаѣ мы должны прежде всего обратить вниманіе на самый процессъ развитія щитковъ и зубовъ у данныхъ представителей извѣстнаго класса рыбъ и на тѣ составныя части, изъ которыхъ слагается зачатокъ этихъ кожныхъ образованій. Для насъ въ данномъ случаѣ важно существованіе въ зачаткѣ щитка тѣхъ частей кожнаго и эпидермоидальнаго слоевъ, которыя участвуютъ въ образованіи зуба, а именно частей соотвѣтствующихъ зубному сосочку, или зачатку дентика селахій и эмалевой оболочкѣ. Мы увидимъ далѣе, что въ зачаткѣ шипиковъ (кожныхъ зубовъ) костистыхъ рыбъ существуютъ эти составныя части. Если дальнѣйшее развитіе этихъ частей и идетъ у различныхъ порядковъ, или въ различныхъ частяхъ тѣла представителей одного и того же порядка различно, — то такія различія мы должны разсматривать какъ второстепенныя уклоненія отъ первоначальнаго типа. Въ основѣ сравненія должны находиться примитивныя, общія всѣмъ, явленія развитія. Примѣняя этотъ принципъ къ настоящему случаю, мы должны согласиться съ Гертвигомъ въ томъ, что за примитивную форму кожнаго скелета слѣдуетъ принять костяную пластинку съ однимъ шипомъ, подобную нарисованной на

фигурѣ 97. Эта форма по своему развитію имѣетъ большое сходство съ зубами стерляди, съ кожными зубами сомовъ и плакоидными чешуйками селахій. Что касается предположенія Гертвига, что боковые щитки образуются черезъ сліяніе первичныхъ однозубчатыхъ формъ чешуекъ, то этотъ вопросъ должны разрѣшить будущіе изслѣдователи, которымъ посчастливится наблюдать болѣе раннія стадіи развитія стерляжьяго накожнаго скелета. Я не могу однако не обратить вниманіе на то, что главныя существенныя явленія развитія боковыхъ щитковъ совершенно сходны съ тѣми, которыя характеризуютъ развитіе шипиковъ и зубовъ ганоидъ и селахій, принимаемыхъ за примитивныя формы кожнаго скелета. Для того чтобы убѣдиться въ этомъ, слѣдуетъ сравнить развитіе этихъ частей кожнаго скелета между собою и съ развитіемъ отлично изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи плакоидныхъ чешуекъ и зубовъ селахій

По изслѣдованіямъ Гертвига ([1]) кожный слой молодыхъ, не имѣющихъ еще и зачатка кожнаго скелета, зародышей Acanthias vulgaris состоитъ изъ двухъ слоевъ: нижняго волокнистаго (или слоистаго) и верхняго, который онъ называетъ неслоистою соединительною тканью. Образованіе чешуйки начинается скопленіемъ клѣтокъ въ верхнемъ слоѣ кожи и образованіемъ подъ эпидермисомъ возвышенія, которое и составляетъ первый зачатокъ чешуйки. Возвышеніе это приподнимаетъ лежащій сверху его нижній слой цилиндрическихъ клѣтокъ эпидермиса и ростетъ въ видѣ бугра заложеннаго въ массѣ верхняго слоя эпидермиса. Между кожею и эпидермисомъ находится тонкая безструктурная ба-

---

([1]) *O. Hertwig.* Uber Bau u. Entwick. der Placoidschuppen etc (Jenaisch. Zeitschrift. Bd. 8.)

зильная перепонка. Такимъ образомъ плакоидная чешуйка происходитъ 1) изъ сосочка (зачатокъ дентина Гертв.) со стороны кожнаго слоя покрововъ селахій 2) изъ эпителіальнаго чехлика (эмальной оболочки Гертв.), который образуется со стороны эпидермиса". (loc. cit. стр. 362). Первая изъ этихъ частей даетъ начало дентину, выдѣляя его своими поверхностными клѣтками, при чемъ клѣтки, проникающія своими отростками въ массу дентина, образуютъ такъ называемую одонтобласты. Вторая выдѣляетъ эмаль, которая появляется ранѣе другихъ твердыхъ частей зуба. Базальная перепонка превращается въ такъ называемую эмальную надкожицу. Наконецъ цементъ образуется независимо отъ зачатковъ зуба, черезъ окостѣненіе окружающихъ частей соединительной ткани.

При сравненіи щитковъ стерляди въ описанной стадіи развитія съ зачаткомъ чешуекъ селахій, нетрудно найти аналогичныя части въ обѣихъ этихъ образованіяхъ. У стерлядей соединительная ткань кожнаго слоя также распадается на два слоя, изъ которыхъ верхній образуетъ возвышеніе, на которомъ въ описанной стадіи лежитъ основаніе шипика или щитка. Это возвышеніе соотвѣтствуетъ конечно сосочку кожи (зачатку дентина). Нижній слой эпидермиса образуетъ вокругъ шипика оболочку, или чехликъ, который, хотя не играетъ такой роли, какъ у селахій т. е. не выдѣляетъ эмали, но, по способу своего образованія и отношенію къ шипику, гомологиченъ эмалевой оболочкѣ селахій. У стерлядей судьба этихъ зачатковъ нѣсколько иная, чѣмъ у селахій, какъ какъ у послѣднихъ образованіе твердыхъ частей зуба происходитъ гораздо сложнѣе, чѣмъ у ганоидъ; у нихъ образуется дентиновыя трубочки, эмаль, эмальная оболочка и цементъ, тогда какъ у стерлядей является въ чешуйкахъ только одна ткань, которая соотвѣтствуетъ дентину. Ба-

зальной оболочки и зачатка цемента я у стерлядей найти не могъ.

Изъ приведеннаго сейчасъ сравненія между накожнымъ скелетомъ стерлядей и селахій выходитъ, что развитіе его у тѣхъ и другихъ совершается по одному и тому же типу и что разница между этими двумя формами скелета выражена во вторичныхъ измѣненіяхъ, одинаковаго для обѣихъ формъ, зачатка. Къ такимъ вторичнымъ измѣненіямъ надо причислить развитіе всѣхъ тѣхъ твердыхъ частей зуба, которыя являются у селахій и отсутствуютъ у ганоидъ, какъ эмаль, дентиновыя трубочки и цементъ. Всѣ эти части зубовъ составляютъ дальнѣйшіе продукты дифференцированія зубнаго зачатка и притомъ такіе, которые мы въ такой или нѣсколько видоизмѣненной формѣ встрѣчаемъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Спрашивается: вправѣ ли мы смотрѣть на накожный скелетъ селахій, какъ на примитивную форму относительно скелета ганоидъ, или на оборотъ? Я полагаю, что отвѣтъ прямо вытекаетъ изъ фактовъ, между которыми ни одинъ не говоритъ въ пользу того, чтобы отсутствіе названныхъ твердыхъ частей зуба служило бы указаніемъ на утрату ихъ во время дальнѣйшихъ измѣненій и на существованіе ихъ у болѣе примитивныхъ формъ. Въ кожномъ скелетѣ селахій мы видимъ высшій типъ развитія сравнительно съ осетровыми ганоидами. Этотъ же высшій типъ по отношенію къ развитію стерляди, въ еще большей степени, выраженъ у селахій въ развитіи зубовъ.

2. Развитіе зубовъ.

Развитіе зубовъ у стерлядей начинается гораздо раньше кожнаго скелета; къ концу первой недѣли развитія уже можно видѣть зачатки зубовъ, а ко времени исчезанія

желточнаго пузыря—зубы готовы [1]. Самая ранняя стадія развитія, которую мнѣ приходилось наблюдать, относится къ тому періоду развитія рыбокъ, когда въ нихъ появляются первые признаки образованія хрящеваго скелета. Фиг. 98 представляетъ продольный разрѣзъ черезъ нижнюю стѣнку полости рта вмѣстѣ съ прилежащими частями мезодерма, въ которыхъ уже начинается хондрификація для образованія нижней челюсти. Зачатокъ послѣдней, хотя еще далеко не превратился въ хрящъ, легко отличается отъ окружающихъ частей ткани мезодерма по особому расположенію клѣтокъ. Въ периферической части мезодерма, прилегающей къ эктодерму, клѣтки располагаются параллельно верхнему зародышевому листу и связаны небольшимъ количествомъ межклѣтнаго вещества. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи, количество межклѣтнаго вещества увеличивается, хотя по краямъ зачатка нижней челюсти клѣтки все еще имѣютъ расположеніе параллельное поверхности разрѣза. По краямъ зачатка нижней челюсти (меккелева хряща) (фиг. 98 Mх) клѣтки располагаются подъ острымъ угломъ къ продольной оси зачатка, а въ срединѣ онѣ ложатся почти перпендикулярно къ его продольной оси. По мѣрѣ удаленія отъ периферіи зачатка нижней челюсти къ центру, количество межклѣтнаго вещества увеличивается. Межклѣтное вещество хондрифицирующейся ткани неспособно въ такой степени окрашиваться реагентами (пикрокарминомъ, гематоксилиномъ) какъ остальная часть мезодерма, вслѣдствіе чего на препаратахъ начало хондрификаціи узнается очень легко даже при слабыхъ увеличеніяхъ.

---

[1] Прежде я полагалъ, что у стерлядей зубы роговые (см. мое предварительное сообщеніе въ приложеніи къ протоколу 97 засѣд. Общ. Естеств. въ Казани). Въ настоящее время я долженъ исправить это ошибочное заключеніе.

Зачатокъ зуба лежитъ сверху зачатка нижней челюсти и состоитъ изъ двухъ частей, изъ которыхъ одна происходитъ изъ мезодерма, другая изъ экзодерма. Периферическій слой мезодерма образуетъ бугорокъ, (фиг. 98 Dk), который можетъ быть названъ *зубнымъ сосочкомъ*, такъ какъ онъ соотвѣтствуетъ зубному сосочку другихъ животныхъ и по своему развитію и по своей дальнѣйшей судьбѣ. Сверху зубной сосочекъ, равно какъ и весь мезодермъ нижней челюсти, прикрывается экзодермомъ (фиг. 98, Ex, Ex′), который состоитъ изъ двухъ слоевъ. Верхній слой экзодерма состоитъ въ большей своей части изъ одного слоя клѣтокъ; въ нѣкоторыхъ мѣстахъ онъ однако утолщается и въ этихъ утолщеніяхъ можно замѣтить два ряда клѣтокъ. Въ большинствѣ случаевъ эти утолщенія происходятъ въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ образуются такъ называемые кубкообразные органы (фиг. 98, 100 Bro), которые образуются какъ утолщенія нижняго слоя эпидермиса. Въ пользу участія нижняго слоя говорятъ такіе препараты какъ фиг. 98, на которыхъ нижній слой, въ мѣстѣ образованія кубкообразнаго органа прерывается и клѣтки его присоединяются къ грушевиднымъ клѣткамъ верхняго слоя. Нижній слой эпидермиса состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ, имѣющихъ въ описываемой стадіи развитія кубическую форму и мало чѣмъ отличающихся отъ клѣтокъ верхняго слоя. Прилегая плотно къ поверхности мезодерма, экзодермъ, и главнымъ образомъ нижній его слой; одѣваетъ всѣ неровности послѣдняго; онъ поднимается надъ зубнымъ сосочкомъ и образуетъ нѣчто вродѣ чехлика (фиг. 98 Zh), который можетъ быть названъ зубнымъ чехликомъ. Зубной сосочекъ съ чехликомъ выдаются надъ поверхностью эпидермиса въ видѣ весьма невысокаго бугорка. Вслѣдствіе этого зубы на неокрашенныхъ и непросвѣтленныхъ препаратахъ снаружи незамѣтны.

Что касается гистологическаго строенія зубнаго сосочка и зубнаго чехлика, то строеніе послѣдняго было уже описано. Зубной сосочекъ состоитъ изъ большихъ клѣтокъ похожихъ на эпителіальныя, имѣющихъ многогранную форму и тѣсно сближенныхъ другъ съ другомъ. При основаніи сосочка, клѣтки сплющиваются и мало по мало принимаютъ плоскую форму сходную съ формою клѣтокъ периферической части мезодерма. Переходъ клѣтокъ сосочка въ клѣтки мезодерма на разрѣзахъ весьма ясенъ.

Сравнивая строеніе кожнаго скелета съ описанною стадіею развитія зубовъ, нетрудно замѣтить, что зачатки обѣихъ этихъ образованій чрезвычайно сходны между собою. Зубной сосочекъ соотвѣтствуетъ кожному бугорку, лежащему подъ костянымъ шипикомъ, или чешуйкою; зубной чехликъ—эпителіальному чехлику шипа. Дальнѣйшіе дериваты этихъ зачатковъ въ развитомъ зубѣ также соотвѣтствуютъ частямъ накожнаго скелета. Зубной сосочекъ (зачатокъ дентина) выдѣляетъ дентинъ; что касается зубнаго чехлика, то хотя вѣрно, что онъ играетъ главнымъ образомъ роль покрова зачатка зуба, но можетъ быть онъ и принимаетъ участіе въ образованіи твердыхъ частей зуба, въ отличіе отъ эпителіальнаго чехлика шипа, который твердыхъ образованій по себѣ не оставляетъ.

Первые слѣды выдѣленія дентина становятся замѣтными на второй недѣлѣ жизни стерляди. На поперечныхъ и продольныхъ разрѣзахъ этой стадіи развитія, зубной чехликъ съ прилегающимъ къ нему верхнимъ слоемъ эпидермиса очень часто снимается съ зачатка зуба, какъ это видно на фиг. 99, представляющей часть продольнаго разрѣза нижней челюсти 2-недѣльной стерляди. На обнаженномъ такимъ образомъ зубѣ можно очень ясно видѣть какъ слой дентина (фиг. 99 D), такъ и зубной сосочекъ, который со

стоитъ почти изъ такихъ же клѣтокъ, какъ и въ предыдущей стадіи развитія. Разница заключается только въ томъ, что между клѣтками находится большее количество межклѣтнаго вещества. Весь зачатокъ зуба измѣняетъ нѣсколько свою форму, становится болѣе заостреннымъ и направляется острою верхушкою внутрь полости рта. Дентинъ является въ этой стадіи развитія въ видѣ очень тонкаго слоя, немного утолщающагося на кончикѣ зуба. Къ концу третьей недѣли (фиг. 100), у такихъ рыбокъ, у которыхъ желтокъ совершенно исчезъ, дентинъ образуется окончательно; онъ является въ видѣ довольно толстаго слоя однороднаго блестящаго вещества. При изслѣдованіи зубовъ при сильномъ увеличеніи, я не могъ найти въ дентинѣ никакой структуры и считаю себя въ правѣ утверждать, что въ зубахъ молодыхъ стерлядей дентинъ не имѣетъ дентиновыхъ трубочекъ, описанныхъ *О. Гертвигомъ* (loc cit. стр. 62 Taf. IXIV фиг. 11) на зубахъ жаберныхъ дугъ. *О. Гертвигъ* описываетъ также на верхушкѣ такихъ зубовъ слой эмали, въ присутствіи котораго онъ убѣдился дѣйствіемъ соляной кислоты. На челюстныхъ зубахъ молодыхъ рыбокъ, кончикъ зуба, безъ дѣйствія реактивовъ, ничѣмъ по наружному виду не отличается отъ остальной массы дентина, и на этомъ основаніи я полагалъ, что на такихъ зубахъ не существуетъ эмалеваго слоя. Дѣйствіе же крѣпкой соляной кислоты производитъ въ зубахъ нѣкоторыя измѣненія, о которыхъ я долженъ упомянуть, такъ какъ онѣ указываютъ на существованіе эмалеваго слоя, который по причинѣ незначительной величины зуба, а слѣдовательно и по причинѣ своей незначительной толщины, можетъ быть незамѣтнымъ. При дѣйствіи соляной кислоты форма зуба нѣсколько измѣняется: 1) кончикъ зуба вмѣсто остраго становится тупымъ и 2) рѣзко отдѣляется пережимомъ отъ остальной поверхности

зуба (фиг. 100 А). Эти измѣненія могутъ быть объяснены тѣмъ, что, вслѣдствіе дѣйствія соляной кислоты, периферическій слой, надѣтый на верхушку дентина, растворяется и оставляетъ поверхность дентина обнаженною. Если это такъ, то вещество одѣвающее кончикъ зуба, по своимъ химическимъ свойствамъ (отношенію къ крѣпкой соляной кислотѣ) вполнѣ подходитъ къ эмалевому слою, находящемуся на плакоидныхъ чешуйкахъ селахій (¹). Для большей наглядности, я обозначилъ границы зуба, до дѣйствія на него соляной кислотой, пунктиромъ (фиг. 100 А).

Зубной чехликъ, во время описанныхъ измѣненій зубнаго зачатка, также представляетъ довольно важныя измѣненія. Клѣтки его, которыя въ началѣ развитія имѣютъ кубическую форму, значительно выростаютъ и становятся цилиндрическими. При этомъ на верхней части чехлика клѣтки гораздо больше чѣмъ на нижней; можетъ быть разница въ длинѣ ихъ обусловливается различною степенью ихъ дѣятельности, если верхнія клѣтки выдѣляютъ эмаль, а нижнія нѣтъ. Къ концу развитія зуба замѣчаются въ зубномъ чехликѣ явленія, обратныя только что описаннымъ; клѣтки становятся меньше, и готовый зубъ прорываетъ наконецъ верхушку зубнаго чехлика и выдвигается своимъ заостреннымъ концомъ въ кожный слой, въ которомъ теперь онъ лежитъ. На фиг. 100 представлены два зуба въ описанныхъ стадіяхъ развитія: одинъ, въ которомъ еще зубной чехликъ находится въ періодѣ утолщенія, другой—въ которомъ онъ уже прорвалъ верхушкою зуба.

(¹) *O. Hertwig.* Üb. Bau und Entw. der Placoidschuppen (Jen. Zeitschr. Bd. VIII. стр. 343—345).

Положеніе зубовъ въ стадіи, нарисованной на фиг. 100, значительно отличается отъ предыдущей стадіи развитія, какъ это можно замѣтить уже при первомъ взглядѣ на рисунокъ. Зубы лежатъ здѣсь въ массѣ кожнаго слоя или соединительной ткани, и зубные чехлики не связаны слоемъ эпидермиса, а расположены отдѣльно вокругъ каждаго зуба. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось изслѣдовать промежуточныхъ стадій развитія и опредѣлить точнѣе причину этихъ измѣненій. Судя по сравненію фиг. 99 и 100, надо полагать, что въ извѣстный періодъ развитія зубныя чехлики отдѣляются другъ отъ друга, а вслѣдствіе разростанія соединительной ткани, зубы закрываются совершенно послѣднею и располагаются въ массѣ кожнаго слоя глубже, чѣмъ это было раньше. Въ пользу разростанія соединительной ткани и, высказаннаго сейчасъ, предположенія относительно вліянія этого разростанія на положеніе зубовъ говоритъ то обстоятельство, что кубкообразные органы (фиг. 100 Вго) располагаются теперь также большею своею часть въ массѣ кожнаго слоя.

Окончивъ описаніе развитія зубовъ и кожнаго скелета, я не вижу особенной надобности останавливаться на сходствѣ въ развитіи тѣхъ и другихъ органовъ. Факты довольно краснорѣчиво говорятъ въ пользу гомологіи частей кожнаго и ротоваго скелетовъ, которая въ частностяхъ уже указана мною выше. Зубы развиваются совершенно аналогично съ кожнымъ скелетомъ. Въ образованіи ихъ, какъ и въ образованіи частей кожнаго скелета, принимаетъ участіе сосочекъ, происходящій изъ средняго зародышеваго листа и эпителіальный покровъ, происходящій изъ верхняго листа. Первый даетъ начало твердымъ частямъ зуба, второй: или является безъучастнымъ въ образованіи твердыхъ частей, или же въ незначительномъ количествѣ

образуетъ безструктурный эмалевый слой, существованіе котораго доказано на дефинитивныхъ зубахъ Гертвигомъ и становится вѣроятнымъ въ эмбріональныхъ зубахъ, согласно моимъ изслѣдованіямъ.

Сравненіе исторіи развитія зубовъ стерляди и селахій съ развитіемъ у нихъ чешуекъ показываетъ, что у стерлядей зубы и чешуйки гораздо болѣе сходны другъ съ другомъ чѣмъ у селахій. У селахій, согласно превосходнымъ наблюденіямъ О. Гертвига ([1]), развитіе зубовъ начинается образованіемъ плотнаго отростка эпителія полости рта, который ростетъ въ массу соединительной ткани слизистой оболочки рта и представляетъ зачатокъ для нѣсколькихъ рядовъ зубовъ. Ничего подобнаго не замѣчается при развитіи плакоидныхъ чешуекъ, образованіе которыхъ начинается сосочкообразными утолщеніями кожнаго слоя, образующими зачатокъ дентина. У стерлядей эта послѣдняя форма развитія сохраняется какъ при развитіи чешуекъ, такъ и при развитіи зубовъ. *Гертвигъ* ([2]) совершенно справедливо замѣчаетъ, что зубы селахій не представляютъ первоначальнаго характера, и, если мы принимаемъ гомологію между зубами и различными частями покрововъ, то должны предположить существованіе болѣе индифферентнаго состоянія зубовъ и покрововъ, при которомъ какъ тѣ такъ и другіе одинаковы по своимъ качествамъ и при которомъ не существуетъ приспособленія для пополненія зубовъ (Ersatzeinrichtungen). Такое примитивное состояніе зубовъ встрѣчается у стерлядей, гдѣ, какъ мы видѣли развитіе зубовъ и чешуекъ (шипиковъ) аналогично до мельчайшихъ подробностей. На этомъ

([1]) *O. Hertwig.* Über Bau und Entwickelung der Placoidschuppen etc. (Jen. Zeitschr. Bd. VIII).

([2]) loc. cit. стр. 394.

основанія, развитіе зубовъ у стерлядей въ морфологическомъ отношеніи чрезвычайно важно: оно представляетъ коренную эмбріональную форму, изъ которой путемъ различныхъ видоизмѣненій могутъ быть выведены различныя формы развитія зубовъ другихъ животныхъ.

Выходя изъ примитивной формы, въ которой зубы (какъ у стерляди) совершенно походятъ на части кожнаго скелета, мы apriori уже можемъ предположить, что при сравнительно-морфологическомъ изслѣдованіи мы встрѣтимся съ гораздо большими измѣненіями зубовъ, чѣмъ частей кожнаго скелета. Зубы, кромѣ функціи защиты, представляютъ органы хватанія добычи и весьма важные органы для механической обработки пищи въ полости рта. Эта послѣдняя, и при томъ самая важная, функція зубовъ даетъ поводъ къ заключенію, что зубы будутъ стираться скорѣе, чѣмъ различныя части кожнаго скелета, которыя играютъ только роль охранительныхъ органовъ. Предполагая болѣе дѣятельное потребленіе зубовъ, чѣмъ чешуекъ кожнаго скелета, мы конечно въ тоже время должны предположить и болѣе энергическую замѣну ихъ, сравнительно съ чешуйками, и слѣдовательно и такія приспособленія при развитіи, которыя бы обеспечивали непрерывное замѣщеніе потребленныхъ зубовъ новыми. Такія приспособленія мы въ дѣйствительности и встрѣчаемъ въ различныхъ зачаткахъ резервныхъ зубовъ. *О. Гертвигъ* (¹), выходя изъ предположенія о необходимости такихъ резервныхъ приспособленій, совершенно вѣрно объясняетъ отличія въ развитіи зубовъ селахій отъ другихъ кожныхъ образованій. Онъ разсматриваетъ углубленіе зубнаго зачатка внутрь какъ приспособленіе, вызванное дѣятельнымъ замѣщеніемъ

(¹) loc. cit. стр. 389.

зубовъ. Эта идея, безспорно вѣрная въ общихъ основаніяхъ, получаетъ дальнѣйшее развитіе при сравнительно анатомическомъ изслѣдованіи. Резервныя приспособленія при развитіи зубовъ не у всѣхъ животныхъ одинаковы и далеко не у всѣхъ совершаются въ той формѣ, въ которой мы ихъ встрѣчаемъ у селахій. Благодаря обширнымъ изслѣдованіямъ *О. Гертвига* и, главнымъ образомъ, *Томза* [1], исторія развитія зубовъ у различныхъ животныхъ извѣстна довольно подробно. Наиболѣе простыя резервныя приспособленія встрѣчаются у костистыхъ рыбъ; у нихъ всѣ зубы, какъ первые, такъ и позднѣйшіе, образуются совершенно одинаково. По описанію Томза, первый зачатокъ зуба появляется въ видѣ эмальнаго зачатка, который какъ для первичныхъ, такъ и для замѣщающихъ зубахъ (Ersatzzähne), происходитъ непосредственно изъ эпителія полости рта. Костистыя рыбы стоятъ въ этомъ отношеніи ближе всѣхъ остальныхъ позвоночныхъ къ примитивному состоянію зубовъ стерлядей. Образованіе вторичныхъ зубовъ у остальныхъ позвоночныхъ всегда связано съ существованіемъ особаго зачатка, являющагося въ формѣ эпителіальнаго отростка, дающаго начало эмальнымъ зачаткамъ для нѣсколькихъ зубовъ. *Томзъ* полагаетъ что эмальные зачатки для вторичныхъ зубовъ образуются какъ отростки отъ шейки эмалеваго зачатка предшествующихъ зубовъ. Хотя это заключеніе въ общихъ чертахъ справедливо, но оно не обнимаетъ собою многихъ особенностей при развитіи зубовъ у различныхъ животныхъ, особенностей, которыя имѣютъ весьма важное морфологическое значеніе. У селахій напримѣръ зачатки всѣхъ зубовъ, — если считать первымъ зачаткомъ зуба образованіе

---

[1] Philosophical Transactions Vol. 165 и 166; Quarterly Journal of microscop. scienses 1876 January.

эмальнаго зачатка, какъ полагаетъ *Томсъ*,—образуются въ видѣ одного общаго эмальнаго зачатка, изъ котораго постепенно образуются и созрѣваютъ зубы по порядку, начиная отъ наружнаго края челюсти внутрь. У млекопитающихъ также существуетъ общій зачатокъ для молочныхъ и для постоянныхъ зубовъ и зачатки послѣднихъ образуются какъ отростки отъ перваго. Къ сожалѣнію неизвѣстенъ первый зачатокъ зубовъ чешуйчатыхъ амфибій и поэтому неизвѣстно образуется *ли* у нихъ общій зачатокъ для первичныхъ и для вторичныхъ (Ersatzzähne) зубовъ, какъ у акулъ, или образованіе первичныхъ и вторичныхъ зубовъ идетъ неодинаково. Такія неодинаковыя зачатки для первичныхъ и вторичныхъ зубовъ являются у хвостатыхъ нагихъ амфибій. По изслѣдованіямъ Гертвига, первые зачатки первичныхъ зубовъ состоятъ изъ дентиноваго зачатка, покрытаго сверху эмальной оболочкой. Вторичные же зубы образуются сначала въ видѣ отростка отъ эмальной оболочки первичнаго зуба. Этотъ отростокъ составляетъ зачатокъ для эмальныхъ органовъ цѣлаго ряда зубовъ. Слѣдовательно образованіе первичныхъ зубовъ происходитъ у хвостатыхъ амфибій такъ какъ у стерлядей и костистыхъ рыбъ, вторичные же зубы образуются отлично отъ костистыхъ рыбъ. На этомъ основаніи, тѣ приспособленія, которыя встрѣчаются у хвостатыхъ амфибій при образованіи вторичныхъ зубовъ, мы должны разсматривать какъ вторичныя приспособленія, пріобрѣтенныя, но не унаслѣдованныя отъ первоначальныхъ типичныхъ формъ. Такъ какъ образованіе первичныхъ зубовъ у хвостатыхъ амфибій вполнѣ сходно съ образованіемъ ихъ у стерлядей, то относительно развитія зубовъ мы должны разсматривать ганоидъ, какъ первичныя родоначальныя формы амфибій.

Развитіе зубовъ у селахій отличается весьма существенными признаками отъ развитія ихъ у стерлядей. Одновременное образованіе эмальнаго зачатка для нѣсколькихъ зубовъ вмѣстѣ не позволяетъ подвести образованіе зубовъ у селахій къ типу образованія ихъ у ганоидъ. Напротивъ, подобное же одновременное образованіе мы встрѣчаемъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ—у млекопитающихъ и, по всей вѣроятности, у рептилій. (Къ сожалѣнію развитіе первичныхъ зубовъ рептилій неизвѣстно; но судя по извѣстнымъ стадіямъ развитія вторичныхъ зубовъ можно предположить, что образованіе зубовъ у этихъ животныхъ сходно съ селахіями). Аналогія въ развитіи зубовъ селахій и млекопитающихъ доказана основательно О. Гертвигомъ.

Такъ какъ образованіе зубовъ у селахій отличается отъ образованій ихъ у другихъ рыбъ, а напротивъ сходно съ развитіемъ ихъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, то мнѣ кажется мы вправѣ разсматривать селахій какъ родоначальниковъ особаго типа, давшаго начало высшимъ позвоночнымъ (амніотамъ). Мы увидимъ, что это заключеніе можетъ быть сдѣлано не только относительно однихъ зубовъ, но и относительно многихъ другихъ органовъ.

ГЛАВА VIII.

РАЗВИТІЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ.

1. Спинной мозгъ.

Къ концу эмбріональнаго періода развитія спинной мозга представляетъ чрезвычайно важныя измѣненія, описанныя въ первой части и состоящія: во первыхъ, въ гисто-

логическомъ дифференцированіи стѣнки спинномозговой трубки, образованіи основной массы бѣлаго вещества мозга; во вторыхъ, въ разобщеніи задняго конца спинномозговой трубки отъ пищеварительнаго канала. Послѣднее совершается незадолго передъ вылупленіемъ, когда происходитъ образованіе ануса. За образованіемъ ануса, задняя часть пищеварительной трубки—постанальная—мало по малу облитерируется вплоть до задняго конца хорды. Вслѣдствіе этого у только что вылупившейся стерляди спинной мозгъ оканчивается слѣпымъ концомъ надъ заднимъ концомъ хорды. На всемъ протяженіи, спинной мозгъ представляетъ трубку, нѣсколько расширенную на переднемъ концѣ и съуживающуюся постепенно изади. Дальнѣйшій ростъ этой трубки идетъ параллельно съ общимъ ростомъ тѣла рыбки и при томъ довольно равномѣрно по всей длинѣ. Къ концу третьей недѣли, на передней части спиннаго мозга становится замѣтнымъ расширеніе, соотвѣтствующее шейному утолщенію спиннаго мозга другихъ позвоночныхъ животныхъ. У болѣе молодыхъ рыбокъ это утолщеніе едва замѣтно, такъ какъ оно мало отдѣляется отъ продолговатаго мозга и можетъ быть легко принято за продолженіе послѣдняго. Переднее утолщеніе спиннаго мозга (фиг. 111 и 112 Sin. rh) ограничиваетъ собою, какъ и вездѣ sinus rhomboidalis, который имѣетъ и здѣсь ромбоидальную форму и можетъ быть весьма ясно наблюдаемъ на горизонтальныхъ продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 111, Sin. rh); на неотпрепарированныхъ мозгахъ онъ едва замѣтенъ. Задняго утолщенія спиннаго мозга я не замѣчалъ ни въ одной изъ изслѣдованныхъ мною стадій развитія.

Гистологическія измѣненія спиннаго мозга, начатыя еще во время эмбріональнаго развитія, въ первое время свободной жизни стерляди состоятъ въ дальнѣйшемъ развитіи

намѣченныхъ прежде: центральной ганглiозной массы (сѣраго вещества) и ретикулярной периферической (neuroglia). Такъ какъ эта послѣдняя часть мозга похожа на спонгiальный слой ретины (neurospongium W. Müller), то мы будемъ ее называть при описанiи *спонгiальнымъ слоемъ.* У только что вылупившейся рыбки сѣрое вещество, въ видѣ довольно толстаго слоя, окружаетъ центральный каналъ (фиг. 102, Sg) и сохраняетъ на разрѣзахъ овальную форму, утолщаясь сзади. Оно состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ клѣтокъ, изъ которыхъ ближайшiя къ центральному каналу имѣютъ радiальное расположенiе. Нервныя клѣтки уже въ этой стадiи развитiя узнаются на окрашенныхъ осмiевой кислотою препаратахъ по присутствiю въ нихъ маленькихъ блестящихъ ядрышекъ, заключенныхъ въ прозрачномъ шаровидномъ ядрѣ. Центральныя клѣтки сѣраго вещества имѣютъ веретенообразную форму съ двумя отростками: цилиндрическимъ толстымъ и прозрачнымъ, обращеннымъ къ центральному каналу и тонкимъ, обращеннымъ къ периферiи мозга. Периферическiя клѣтки представляютъ многоугольныя, или веретенообразныя ганглiозныя клѣтки, лежащiя въ промежуткахъ между отростками центральныхъ; однообразные отростки ихъ, утончаясь переходятъ въ тончайшiя волоконца. Въ задней части спинномозговой трубки сѣрое вещество доходитъ почти до задней поверхности ея, но состоитъ въ этомъ мѣстѣ изъ отдѣльныхъ, не такъ тѣсно скученныхъ клѣтокъ, какъ въ центрѣ.

Строенiе периферической части спиннаго мозга можетъ быть довольно хорошо изслѣдовано на разрѣзахъ, окрашенныхъ остiевой кислотой и затѣмъ гематоксилиномъ. На поперечныхъ разрѣзахъ периферическiй слой имѣетъ видъ губчатой массы, состоящей изъ тончайшихъ волоконецъ, переплетающихся между собою и отдѣленныхъ другъ отъ

друга довольно большими свѣтлыми промежутками. Никакихъ другихъ элементовъ, кромѣ волоконецъ, въ этой и въ слѣдующей стадіи развитія въ периферическомъ слоѣ не существуетъ. Отношеніе спонгіальной массы къ гангліознымъ клѣткамъ мнѣ не удалось прослѣдить. На поперечныхъ разрѣзахъ, периферическіе отростки гангліозныхъ клѣтокъ такъ запутаны въ сѣти волоконецъ, что прослѣдить соотношеніе обѣихъ этихъ элементовъ чрезвычайно трудно.

Въ слѣдующей стадіи развитія (стад. B) сѣрое и бѣлое вещество мозга отличаются другъ отъ друга тѣми же признаками, какъ и въ предъидущей. Первое состоитъ исключительно изъ клѣтокъ, второе, напротивъ, клѣтокъ совершенно не имѣетъ, а состоитъ только изъ губчатаго тонковолокнистаго вещества. Сѣрое вещество окружаетъ по прежнему центральный каналъ и отличается отъ предъидущей стадіи тѣмъ, что оно въ видѣ сплошной массы простирается до задней поверхности спиннаго мозга (фиг. 103, Sg). Представленный на фиг. 103, рисунокъ снятъ съ препарата, окрашеннаго только гематоксилиномъ, поэтому границы между гангліозными клѣтками и характерныя признаки клѣтокъ на немъ не такъ рѣзко выступаютъ. Гангліозныя клѣтки располагаются въ нѣсколько слоевъ, изъ которыхъ центральный состоитъ изъ клѣтокъ, имѣющихъ цилиндрическую форму, расширенную по срединѣ. Периферическія клѣтки имѣютъ такую же форму, какъ и въ предъидущей стадіи развитія. Спонгіальный слой спиннаго мозга не представляетъ въ это время никакихъ измѣненій сравнительно съ предъидущей стадіей развитія.

Къ концу третьей недѣли (стад. D) свободной жизни стерляди наступаютъ существенныя измѣненія какъ въ формѣ распредѣленія сѣраго, такъ и въ гистологической структурѣ спонгіальнаго слоя спиннаго мозга (фиг. 104). Въ

этомъ слоѣ, служащемъ зачаткомъ бѣлаго вещества мозга, появляются клѣтки. Количество ихъ незначительно. На поперечномъ разрѣзѣ можно замѣтить отъ 10—20 клѣтокъ, разсѣянныхъ въ массѣ губчатаго вещества. Эти клѣтки весьма легко отличаются отъ ганглiозныхъ клѣтокъ сѣраго вещества и по величинѣ, и по количеству протоплазмы. На периферической части спиннаго мозга клѣтки имѣютъ веретенообразную форму (фиг. 104, Bgz); въ центрѣ онѣ являются овальными. На периферiи, въ этой стадiи развитiя, клѣтокъ больше, чѣмъ въ срединѣ бѣлаго вещества.

Природа описываемыхъ клѣтокъ выясняется отчасти изъ самаго строенiя ихъ, отчасти изъ времени появленiя ихъ въ спонгiальномъ веществѣ мозга. По строенiю, клѣтки отличаются отъ ганглiозныхъ и напротивъ похожи на клѣтки мезодерма, который теперь именно находится въ перiодѣ дифференцированiя на хрящевыя дуги позвонковъ и оболочки мозга. Вокругъ спиннаго мозга образуется въ это время мягкая оболочка мозга, въ которой попадаются именно клѣтки, очень похожiя на описанныя въ бѣломъ веществѣ. На этомъ основанiи, описанныя клѣтки могутъ быть приняты за соединительно-тканные элементы, которыя тѣмъ, или другимъ способомъ проникаютъ въ массу однороднаго ретикулярнаго вещества. Какимъ путемъ совершается это проникновенiе? — этотъ вопросъ, какъ извѣстно, досихъ поръ рѣшается только предположительно, и, существующiя въ литературѣ, мнѣнiя на этотъ счетъ клонятся въ пользу проникновенiя клѣтокъ помощью сосудовъ. Съ своей стороны я думаю, что клѣтки могутъ попадать и помимо сосудовъ изъ окружающей соединительной ткани. Периферическiй слой спиннаго мозга въ зародышевомъ состоянiи непосредственно прилегаетъ къ окружающимъ частямъ мезодерма, и поверхность его, также какъ и средина, пред-

ставляетъ губчатую и весьма мало резистентную массу, чрезвычайно удобную для непосредственнаго проникновенія клѣтокъ окружающей соединительной ткани. На периферической части бѣлаго вещества всегда, въ описываемую стадію развитія, количество соединительно-тканныхъ клѣтокъ больше, чѣмъ въ срединѣ; притомъ на поверхности спиннаго мозга находятся иногда клѣтки до такой степени похожія на клѣтки зачаточной мягкой оболочки мозга, что кажется будто бы на препаратѣ нѣкоторыя клѣтки оторвались отъ послѣдней и попали въ бѣлое вещество мозга (ср. периферическую клѣтку Bgz и клѣтку, обозначенную звѣздочкой въ зачаточной мягкой оболочки мозга).

Кромѣ появленія клѣтокъ, бѣлое вещество мозга отличается еще отъ предыдущихъ стадій развитія и другими измѣненіями. На поперечныхъ разрѣзахъ все бѣлое вещество раздѣляется линіями, идущими отъ центра къ периферіи, на нѣсколько сегментовъ, расположенныхъ почти въ радіальномъ направленіи относительно центральнаго канала. Такъ какъ такія линіи повторяются въ каждомъ разрѣзѣ съ одинаковою правильностью, то онѣ очевидно должны быть разсматриваемы какъ поперечные разрѣзы пластинокъ, раздѣляющихъ бѣлое вещество въ продольномъ направленіи на извѣстное количество полосокъ.

Сѣрое вещество спиннаго мозга представляетъ въ описываемую стадію развитія значительныя измѣненія, придающія ему форму, сходную съ дефинитивною. Въ сѣромъ веществѣ можно различить центральную часть, окружающую центральный каналъ и выросты, этой части впередъ и назадъ—передніе и задніе столбы—доходящія до поверхности спиннаго мозга. Эти столбы, соединенные съ центральной частью спиннаго мозга, соотвѣтствуютъ тѣмъ мѣстамъ его, гдѣ впослѣдствіи образуется передняя и задняя щели, раз-

дѣлящія спинной мозгъ на двѣ симметрическія половины. Задній столбъ (Pp фиг. 104) образуется гораздо раньше передняго и именно изъ той части сѣраго вещества, которая еще въ первыхъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія доходитъ до поверхности спиннаго мозга и постепенно разрастается. Передній (P. a., фиг. 104) образуется только въ болѣе позднія стадіи развитія и состоитъ на поперечномъ разрѣзѣ изъ 1-2 рядовъ клѣтокъ, идущихъ въ видѣ полоски отъ сѣраго вещества къ передней поверхности мозга. Какъ въ томъ, такъ и въ другомъ отросткахъ можно различать весьма явственныя ганглiозныя клѣтки съ характерными блестящими ядрами.

Центральная часть сѣраго вещества спиннаго мозга представляетъ по прежнему круглую форму, съ тѣмъ однако различіемъ, что въ передней своей части она удлиняется въ короткіе выросты, продолжающіеся въ передніе корешки спинномозговыхъ нервовъ (фиг. 104, Ra). Въ этихъ выростахъ не трудно узнать зачатки переднихъ роговъ, которые какъ въ слѣдующей стадіи развитія, такъ и во взросломъ состояніи развиты гораздо сильнѣе, чѣмъ задніе рога. Въ центральной части сѣраго вещества можно различить три слоя: внутренній, окружающій непосредственно центральный каналъ, прозрачный, состоящій изъ описанныхъ уже выше толстыхъ цилиндрическихъ частей центральныхъ ганглiозныхъ клѣтокъ; средній состоитъ изъ скученныхъ ганглiозныхъ клѣтокъ, имѣющихъ большею частью веретенообразную форму и наружный, тонкій слой, состоящій изъ нервныхъ волоконецъ, которыя скучиваются попреимуществу въ переднихъ рогахъ—въ мѣстѣ выхода переднихъ корешковъ спинномозговыхъ нервовъ. Центральный каналъ въ этой стадіи развитія не имѣетъ эпителія, такъ какъ центральныя части ганглiозныхъ клѣтокъ, составляющія внутренній слой сѣра

вещества не имѣютъ ядеръ и поэтому не могутъ быть названы эпителіемъ центральнаго канала. Ганліозныя клѣтки (средній слой сѣраго вещества) и въ этой стадіи развитія расположены радіально вокругъ центральнаго канала, но направляются своими отростками попреимуществу кнаружи и кпереди, т. е. къ переднему рогу сѣраго вещества.

Окончательное развитіе спиннаго мозга происходитъ сравнительно очень поздно. Только у трехмѣсячныхъ рыбокъ, у которыхъ развитіе всѣхъ прочихъ органовъ совершилось болѣе или менѣе окончательно, сѣрое и бѣлое вещество мозга (фиг. 105) представляетъ форму нѣсколько подходящую къ дэфинитивной. Общая форма поперечнаго разрѣза въ этой стадіи развитія измѣняется вслѣдствіе того, что на передней сторонѣ спиннаго мозга появляется передняя щель, раздѣляющая всю переднюю часть на двѣ симметрическія половины; задняя сторона мозга при этомъ остается совершенно ровною и отличается отъ предыдущей стадіи развитія только по расположенію клѣтчатыхъ элементовъ, о которыхъ будетъ сказано при описаніи сѣраго вещества. Передняя щель (фиг. 105 Fa) имѣетъ форму довольно широкой трехугольной вырѣзки, съуживающейся по направленію къ упомянутымъ выше переднимъ столбамъ сѣраго вещества, которыя въ настоящее время также утрачиваютъ свой прежній характеръ.

Въ количественномъ распредѣленіи сѣраго и бѣлаго вещества мозга замѣтны также довольно значительныя измѣненія, которыя въ сущности составляютъ продолженіе предыдущихъ. Въ продолженіи всѣхъ стадій развитія мозга, начиная съ момента образованія бѣлаго вещества, количество этого вещества прогрессивно увеличивается. У трехнедѣльныхъ стерлядокъ замѣтно уже преобладаніе бѣлаго (ретикулярнаго) вещества надъ сѣрымъ, а въ описываемой стадіи

развитія это преобладаніе выражено еще рѣзче. Эти отношенія сѣраго вещества къ бѣлому до такой степени очевидны изъ рисунковъ, что я не нахожу нужнымъ приводить здѣсь измѣренія для подтвержденія сказаннаго.

Сѣрое вещество мозга, которое въ предыдущихъ стадіяхъ развитія доходило какъ впереди, такъ и назади до поверхности мозга, (передніе и задніе столбы фиг. 104 Pa и Pp) теперь группируется главнымъ образомъ вокругъ центральнаго канала. Сообщеніе центральной части сѣраго вещества съ заднимъ столбомъ прерываются; вслѣдствіе этого послѣдній является на разрѣзахъ въ видѣ отдѣльной группы (отъ 6—8 клѣтокъ) клѣтокъ, лежащей на задней поверхности спинного мозга (фиг. 105 Pz). Клѣтки передняго столба также утрачиваютъ свое прежнее значеніе, такъ какъ онѣ частью превращаются въ эпителій центральнаго канала, именно передней его части (фиг. 105 Ekc), частью же лежатъ по краямъ передней щели. Центральная часть сѣраго вещества, въ которой уже въ предыдущей стадіи развитія было замѣтно стремленіе къ разрастанію въ стороны, въ настоящей стадіи состоитъ изъ сильно увеличенныхъ въ объемѣ боковыхъ утолщеній, составляющихъ зачатки переднихъ роговъ, и, сравнительно слабо развитой, передней и задней спайки. Вслѣдствіе образованія переднихъ роговъ (фиг. 105 Cra), поперечный разрѣзъ сѣраго вещества представляетъ фигуру, сходную съ характерною фигурою этого вещества у взрослыхъ позвоночныхъ животныхъ. У стерлядей, какъ и у большинства рыбъ, главнымъ образомъ развиваются передніе рога сѣраго вещества, задніе же развиты сравнительно чрезвычайно мало.

Рядомъ съ упомянутыми морфологическими измѣненіями сѣраго вещества, гистологическое строеніе его также представляетъ значительный прогрессъ. Радіальное распредѣле-

ніе нервныхъ клѣтокъ, характерное для всѣхъ предыдущихъ стадій развитія, уступаетъ въ описываемой стадіи развитія мѣсто группировкѣ нервныхъ элементовъ въ опредѣленныя группы. Центральныя клѣтки, окружающія непосредственно центральный каналъ, группируются вокругъ послѣдняго въ видѣ слоя клѣтокъ, снабженныхъ ядрами и составляющихъ эпителій центральнаго канала (фиг. 105 Ekz). Послѣдній образуется изъ нѣсколькихъ частей: въ передней части канала — изъ внутреннихъ клѣтокъ переднихъ столбовъ, въ задней — изъ такихъ же клѣтокъ заднихъ столбовъ сѣраго вещества, боковыя его части образуются изъ клѣтокъ центральной части, прилегающихъ непосредственно къ центральному каналу и сохраняющихъ еще свое прежнее радіальное расположеніе. На сколько я могъ убѣдиться на разрѣзахъ, эпителій центральнаго канала спиннаго мозга однослойный и состоитъ изъ ясно объособленныхъ цилиндрическихъ клѣтокъ. Гангліозныя клѣтки сѣраго вещества скопляются главнымъ образомъ позади центральнаго канала и въ центральной части передняго рога. Задняя часть сѣраго вещества состоитъ изъ грушевидныхъ клѣтокъ, обращенныхъ своимъ заостреннымъ концомъ къ центральному каналу. Она составляетъ зачатокъ заднихъ роговъ сѣраго вещества. Въ описываемой стадіи развитія, на нѣкоторыхъ разрѣзахъ можно замѣтить отростокъ отъ сѣраго вещества, направляющійся нѣсколько наискось въ сторону къ тому мѣсту гдѣ лежитъ задній корешокъ спинномозговаго нерва (фиг. 105 Np). При основаніи задняго корешка находится скопленіе гангліозныхъ клѣтокъ, изъ котораго вѣроятно впослѣдствіи развивается задній рогъ сѣраго вещества. Въ переднемъ рогѣ можно различить двѣ части: внутреннюю—гангліозную и наружную—мелкозернистую. Первая происходитъ изъ гангліознаго слоя сѣраго вещества предыдущихъ стадій разви-

тія, прилегаетъ непосредственно къ клѣткамъ эпителія центральнаго канала и состоитъ изъ довольно большихъ и преимущественно веретенообразныхъ клѣтокъ, направленныхъ своими отростками къ вершинѣ передняго рога. Наружная часть передняго рога занята тонковолокнистымъ веществомъ, которое похоже на спонгіозную массу бѣлаго вещества, но отличается тѣмъ, что окрашивается гематоксилиномъ.

Бѣлое вещество спиннаго мозга, которое въ этой стадіи развитія со всѣхъ сторонъ окружаетъ сѣрое, отличается отъ предыдущихъ стадій развитія гораздо большимъ развитіемъ соединительно-тканныхъ клѣтокъ и нервныхъ волоконъ. На поперечныхъ разрѣзахъ въ массѣ бѣлаго вещества можно теперь наблюдать множество мелкихъ соединительнотканныхъ клѣтокъ (фиг. 105 Bgz), которыя и теперь также по преимуществу скучены на периферическихъ частяхъ бѣлаго вещества. Эти клѣтки отличаются отъ ганглiозныхъ меньшею величиною, меньшимъ количествомъ протоплазмы и довольно большимъ ядромъ, въ которомъ я не могъ найти ядрышка, тогда какъ въ ганглiозныхъ клѣткахъ всегда находится описанное выше блестящее ядрышко. Нервныя волоконца проходятъ въ различныхъ направленіяхъ на поперечныхъ разрѣзахъ мозга; во многихъ случаяхъ можно видѣть связь нервныхъ волоконъ съ клѣтками, преимущественно на поперечныхъ волокнахъ; продольныя волоконца часто попадаются въ видѣ пучковъ, легко отличаемыхъ отъ окружающей ихъ массы по хорошей окраскѣ гематоксилиномъ.

Резюмируя все сказанное о развитіи мозга, мы приходимъ къ слѣдующимъ положеніямъ:

1) Въ началѣ развитія спинномозговая трубка состоитъ изъ однородныхъ, расположенныхъ радіально относительно центральнаго канала, клѣтокъ.

2) Первыя признаки дифференцированія этихъ клѣтокъ состоятъ въ отдѣленіи отъ нихъ периферическаго слоя, который имѣетъ сначала мелкозернистое, впослѣдствіи губчатое, тонковолокнистое строеніе и составляетъ спонгіальный слой бѣлаго вещества. Остающіяся за превращеніемъ периферическихъ клѣтокъ, центральныя клѣтки даютъ начало сѣрому веществу.

3) Въ невроспогніѣ въ первыхъ стадіяхъ развитія не существуетъ клѣточныхъ элементовъ. Они являются впослѣдствіи и проникаютъ въ эту ткань отъ периферіи къ центру.

4) Дифференцированіе зачатка сѣраго вещества и образованіе эпителія центральнаго канала происходитъ у стерлядей гораздо позже образованія спонгіальнаго слоя. Въ этомъ отношеніи развитіе спиннаго мозга стерлядей отличается отъ развитія его у высшихъ позвоночныхъ животныхъ. По наблюденіямъ *Биддера* и *Купфера* (¹), подтвержденнымъ новыми изслѣдованіями *Гензена* (²) и *Кёлликера* (³), прежде тѣмъ образуется зачатокъ бѣлаго вещества, въ спинномозговой трубкѣ отдѣляются два слоя, изъ которыхъ внутренній составляетъ зачатокъ эпителія центральнаго канала, наружный—зачатокъ сѣраго вещества. У стерлядей такого ранняго отдѣленія эпителія отъ сѣраго вещества не существуетъ, и эпителій является въ сравнительно позднюю стадію развитія. У взрослыхъ стерлядей онъ состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ, которыя, на сколько я могъ изучить микроскопическое строеніе спиннаго мозга у этихъ рыбъ, имѣютъ отростки, проходящіе въ массу сѣраго вещества. Въ рас-

---

(¹) *Bidder* und *Kupffer* Untersuchungen über das Ruckenmark.

(²) Beobachtungen üb. die Befruchtung u. Entwickelung des Kaninchens und Meerschweinchens (Zeitsch. für Anat. u. Physiol. Bd. I).

(³) *Kölliker* Entwickelunsgeschichte etc. 2-te Auflage стр. 587,

предѣленіи клѣтокъ эпителія у взрослыхъ стерлядей можно довольно ясно замѣтить тѣ особенности, на которыя выше было указано относительно мозга трехмѣсячной стерляди; эпителій и здѣсь не представляетъ ровнаго слоя вокругъ центральнаго канала, но распадается на четыре группы, соотвѣтственно происхожденію изъ зачатковъ передняго, задняго и боковыхъ столбовъ сѣраго вещества.

Первые процессы дифференцированія стѣнокъ спинномозговаго канала на внутренній слой — сѣрое вещество и эпителій центральнаго канала, и на наружный—основаніе бѣлаго вещества (neurospongium), представляютъ чрезвычайно важное явленіе. Вопросъ объ образованіи neurospongium бѣлаго вещества связанъ съ вопросомъ о самой природѣ этого вещества, которая и до сихъ поръ не можетъ считаться вполнѣ выясненной, не смотря на множество анатомическихъ и эмбріологическихъ изслѣдованій. Большинство ученыхъ склонны въ настоящее время къ тому, чтобы считать neurgolia (neurospongium) за соединительную ткань. *Герлахъ* (¹) напр. говоритъ совершенно опредѣленно что ткань, окружающая непосредственно нервныя волокна—неурогліа, находящаяся также и въ сѣромъ веществѣ мозга, едва ли можетъ быть разсматриваема иначе, какъ особеннымъ образомъ видоизмѣненная соединительная ткань, въ которой основное вещество является мелкозернистымъ, вмѣсто мелковолокнистаго. Спинной мозгъ взрослыхъ позвоночныхъ животныхъ представляетъ такой сложный органъ, состоящій изъ такого множества частей, образующихся въ самомъ его зачаткѣ и внѣдряющихся въ него впослѣдствіи, что вопросъ о томъ, что въ немъ должно считаться соединительноткан-

(¹) Stricker's Gewebelehre стр. 671.

нымъ, что—нервнымъ? можетъ быть рѣшенъ исключительно только подробнымъ изученіемъ исторіи развитія. Всѣ извѣстныя мнѣ изслѣдованія относятся главнымъ образомъ къ развитію спиннаго мозга высшихъ животныхъ, представляющихъ въ этомъ отношеніи весьма неудобные объекты, такъ какъ тамъ, вслѣдствіе болѣе сложнаго строенія спиннаго мозга, и самый процессъ дифференцированія однородной эпителіальной стѣнки его идетъ гораздо сложнѣе, чѣмъ у низшихъ позвоночныхъ; большинство изслѣдованій касается, какъ мною уже было замѣчено выше, только позднихъ стадій развитія, поэтому представляетъ мало фактовъ для разрѣшенія вопроса о соединительнотканной или нервной природѣ основной массы бѣлаго вещества. Изслѣдованія *Гензена* (¹), которыя въ этомъ отношеніи представляютъ исключеніе, — такъ какъ этимъ наблюдателемъ прослѣжено развитіе мозга кролика, начиная съ раннихъ стадій развитія,—затрогиваютъ этотъ вопросъ вскользь и касаются главнымъ образомъ дифференцированія ячеистой массы стѣнокъ спинномозговой трубки. *Кёлликеръ* (²) говоритъ относительно образованія бѣлаго вещества, что оно является позднѣе сѣраго, составляетъ наружную обкладку послѣдняго и несомнѣнно прежде всего производится клѣтками сѣраго вещества. Этимъ однако не выясняется вопросъ: какимъ образомъ клѣтки сѣраго вещества участвуютъ въ образованіи бѣлаго?

Въ виду важности эмбріологическихъ изслѣдованій для рѣшенія этого вопроса, я считаю необходимымъ отмѣтить нѣкоторые факты, которые по моему мнѣнію несомнѣнно

(¹) *Hensen* loc. cit.
(²) Kölliker loc. cit. стр. 591.

указываютъ на то, что neurospongium (neuroglia), или основная масса, окружающая и связывающая нервныя волоконца бѣлаго вещества, составляетъ нервное, но не соединительнотканное вещество. Эти факты слѣдующіе: 1) Первый зачатокъ бѣлаго вещества образуется вслѣдствіе видоизмѣненія периферической части наружныхъ клѣтокъ спинномозговой трубки. На раннихъ стадіяхъ развитія можно ясно видѣть, что при этомъ протоплазма периферическихъ клѣтокъ на поверхности спиннаго мозга измѣняется, тогда какъ обращенныя внутрь части тѣхъ же клѣтокъ остаются безъ перемѣны 2) Бѣлое вещество мозга, въ продолженіи весьма долгаго промежутка времени (до третьей недѣли пост-эмбріональнаго развитія), состоитъ только изъ мелковолокнистаго вещества и не имѣетъ ни нервныхъ волоконъ, ни какихъ бы то ни было клѣтчатыхъ элементовъ. 3) Только къ концу развитія бѣлаго вещества начинаютъ появляться въ немъ клѣтки, которыя отличаются весьма значительно отъ клѣтокъ сѣраго вещества и напротивъ весьма похожи на клѣтки окружающаго мезодерма, превращающагося отчасти въ мягкую оболочку мозга. Изъ этого послѣдняго пункта выходитъ, что составныя части такъ называемой соединительнотканной массы бѣлаго вещества: клѣтки и межклѣтное вещество появляются не одновременно и имѣютъ различное происхожденіе. При обсужденіи вопроса о такъ называемой соединительной ткани мозга, различное происхожденіе клѣтокъ и межклѣтнаго вещества этой ткани должно имѣть весьма важное значеніе. Развитіе neurospongium изъ зачатка спиннаго мозга указываетъ на нервное происхожденіе этой ткани; развитіе же клѣтокъ, находящихся въ neurospongium говоритъ противъ этого заключенія. Эти клѣтки, по всей вѣроятности происходятъ изъ мезодерма. Изъ этого слѣдуетъ что ткань neurospongium (neuroglia

должна быть разсматриваема какъ смѣшанная ткань, одна часть которой образуется изъ спинномозговаго зачатка, другая изъ окружающаго мезодерма. Первое т. е. губчатое мелковолокнистое вещество будетъ представлять нервный элементъ, второе т. е. клѣтки—соединительнотканный.

Для того чтобы уяснить разницу въ строеніи спиннаго мозга взрослой стерляди и описанной тотчасъ трехмѣсячной, а также чтобы уяснить окончательный процессъ дифференцированія въ спинномъ мозгу, я позволю себѣ дать краткое описаніе строенія спиннаго мозга взрослыхъ стерлядей. На спинномъ мозгу стерляди можно различить снаружи нижнюю продольную борозду. Верхняя бороздка чрезвычайно мало развита и является только въ передней части мозга; вся остальная часть мозга представляетъ совершенно ровную поверхность.

На поперечныхъ разрѣзахъ *сѣрое вещество* въ мозгу взрослыхъ стерлядей представляетъ уже характерную X-образную форму и состоитъ изъ центральной части и изъ переднихъ и заднихъ роговъ (фиг. 156 Сга и Сгр). Въ срединѣ разрѣза помѣщается центральный каналъ, имѣющій въ разрѣзѣ овальную форму и поперечное положеніе относительно продольной оси спиннаго мозга. Уже при небольшихъ увеличеніяхъ видна разница въ строеніи переднихъ и заднихъ роговъ сѣраго вещества, заключающаяся въ томъ, что передніе рога, (болѣе рѣзко выдающіеся, чѣмъ задніе), состоятъ изъ большихъ гангліозныхъ клѣтокъ, дающихъ отъ себя сильныя нервныя волокна въ различныхъ направленіяхъ, тогда какъ въ заднихъ рогахъ такихъ клѣтокъ не находится. Волокна, отходящія отъ переднихъ роговъ сѣраго вещества, направляются впередъ, назадъ и въ стороны и придаютъ переднему рогу звѣздообразную форму (фиг. 156 Сга и фиг. 157).

Центральный каналъ окруженъ, какъ и у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ, эпителіемъ, состоящимъ изъ цилиндрическихъ, или лучше сказать коническихъ клѣтокъ, удлиняющихся снаружи въ длинные отростки. Полость этого канала выстлана тонкой безструктурной оболочкой составляющей пограничную оболочку эпителія. Уже при маленькихъ увеличеніяхъ можно замѣтить, что клѣтки эпителія центральнаго канала, хотя и образуютъ непрерывный слой, но по направленію своихъ отростковъ распадаются на совершенно ясныя группы совершенно отвѣчающія тѣмъ, о которыхъ была рѣчь при описаніи мозга трехмѣсячной стерляди. Такихъ группъ можно различать четыре. Одна изъ нихъ направлена отростками впередъ, другая—назадъ, двѣ остальныя—въ стороны. Фиг. 157 поясняетъ направленіе двухъ изъ этихъ группъ: передней и одной боковой и представляетъ часть эпителія центральнаго канала въ сильно увеличенномъ видѣ (сист. 7 Гартн.). Для того чтобы не увеличивать рисунка, я не нарисовалъ задней группы клѣтокъ эпителія центральнаго канала; положеніе ея и ходъ отростковъ клѣтокъ совершенно соотвѣтствуетъ передней группѣ эпителіальныхъ клѣтокъ. Изъ цитируемаго рисунка видно, что клѣтки эпителія центральнаго канала не имѣютъ цилиндрической формы, какъ ихъ обыкновенно описываютъ у рыбъ, но удлиняются въ длинные отростки, проходящіе къ различнымъ частямъ спиннаго мозга. Подобная форма клѣтокъ описана и въ эпителіѣ центральнаго канала высшихъ позвоночныхъ животныхъ и человѣка ([1]), но въ послѣднемъ случаѣ она представляетъ гораздо меньшее развитіе отростковъ, чѣмъ у стерлядей. *Герлахъ* ([2]) упоминаетъ только, что

([1]) *Stieda.* Über das Ruckenmark u. einzelne Theile des Gehirns von Esox lucius Diss. 1861; Nerv. der Krochenfischen.

([2]) *Gerlach* Von dem Rückenmark Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben стр. 687.

на мозгахъ оплотненныхъ въ хромовой кислотѣ, видны нитеобразные отростки идущіе отъ заостренныхъ концовъ эпителіальныхъ клѣтокъ центральнаго канала и простирающіеся иногда до волокнистаго соединительнаго вещества. У стерлядей отростки отъ эпителіальныхъ клѣтокъ выходятъ, какъ сказано, отъ каждой изъ четырехъ группъ клѣтокъ и направляются въ видѣ длинныхъ волоконъ въ различныя опредѣленныя части спиннаго мозга. Передняя группа клѣтокъ даетъ отростки впередъ (фиг. 157 Fcz), которые прорѣзываютъ бѣлое вещество спиннаго мозга и направляются въ видѣ довольно толстаго пучка къ sulcus longitudinalis inferior. Здѣсь они теряются между массою подходящихъ къ нимъ волоконъ и пластинокъ мягкой оболочки мозга и далѣе я ихъ прослѣдить не могъ. Заднія эпителіальныя клѣтки даютъ такой же пучекъ волоконецъ, который направляется къ заднему краю мозга, проходитъ черезъ массу сѣраго вещества, заключающуюся между задними рогами, и отчасти разсыпается здѣсь на волоконца, которые теряются между отростками клѣтокъ сѣраго вещества, отчасти же выходятъ изъ границъ сѣраго вещества и направляются къ заднему краю мозга. Боковыя группы клѣтокъ даютъ отростки, которыя направляются въ стороны къ переднимъ рогамъ. Отростки отъ этихъ клѣтокъ выходятъ также въ видѣ пучка волоконъ, который составляетъ главную массу соединительной пластинки между звѣздообразнымъ расширеніемъ переднихъ роговъ и центральною частью спиннаго мозга (фиг. 157). Волокнистый пучекъ этотъ одѣтъ снаружи соединительно-тканною оболочкою, составляющею границу между сѣрымъ веществомъ и бѣлымъ и происходящею отъ пластинокъ мягкой оболочки мозга. Проходя въ расширенія переднихъ роговъ, пучекъ волоконъ расширяется между большими ганглiозными клѣтками переднихъ роговъ. Дальше я его

прослѣдить не могъ. Въ заключеніе я долженъ присовокупить, что ходъ волоконъ и начало ихъ отъ клѣтокъ на разрѣзахъ спиннаго мозга стерляди видѣнъ съ такою ясностью, съ какою его трудно вѣроятно прослѣдить на мозгахъ другихъ животныхъ.

Между клѣтками сѣраго вещества мозга я могъ различить совершенно ясно два рода, отличающіяся другъ отъ друга весьма рѣзкими признаками. Одинъ изъ этихъ родовъ представляютъ клѣтки, находящіяся въ расширеніяхъ переднихъ роговъ (фиг. 157 Gz). Это громадныя клѣтки различной формы, большею частью звѣздчатыя и всегда снабженныя большимъ количествомъ отростковъ. Онѣ соотвѣтствуютъ большимъ клѣткамъ переднихъ роговъ мозга костистыхъ рыбъ ([1]), но отличаются отъ послѣднихъ гораздо большею величиною. По *Стидѣ* (loc. cit.) у щуки число такихъ клѣтокъ простирается отъ 8—10 въ каждомъ разрѣзѣ; клѣтки имѣютъ отъ 0,054—0,090 Mm въ продольномъ и до 0,022 въ поперечномъ діаметрѣ. У стерляди же такихъ клѣтокъ бываетъ не болѣе четырехъ и онѣ имѣютъ до 0,12—0,16 Mm. въ діаметрѣ. Число отростковъ также измѣнчиво. Въ нѣкоторыхъ клѣткахъ можно было насчитать до 8 отростковъ (фиг. 157), но попадаются и биполярныя клѣтки. Каждая клѣтка состоитъ изъ блестящей, довольно сильно преломляющей свѣтъ протоплазмы, овальнаго ядра и блестящаго ядрышка. Отростки клѣтокъ представляютъ толстыя блестящія волокна, выходящіе изъ трехъугольныхъ расширеній клѣтки. Тотчасъ по выходѣ, отростки одѣваются оболочкою состоящей изъ соединительно-тканнаго вещества, пограничнаго между бѣлой и сѣрой массой мозга. Другая

([1]) Stieda loc. cit.

форма клѣтокъ встрѣчается въ заднихъ рогахъ и сѣромъ веществѣ, соединяющемъ задніе рога. Эти клѣтки маленькія, снабжены тонкими отростками, состоятъ изъ мелкозернистой протоплазмы и имѣютъ обыкновенно трехъугольную форму. Отростки этихъ клѣтокъ сплетаются и образуютъ сѣть въ сѣромъ веществѣ. Не находя умѣстнымъ здѣсь вдаваться въ болѣе подробныя описанія распредѣленія и формы различныхъ элементовъ сѣраго вещества, я замѣчу только, что, какъ видно изъ описанія мозга взрослыхъ стерлядей, окончательное дифференцированіе ткани спиннаго мозга происходитъ у стерлядей чрезвычайно поздно. Большія гангліозныя клѣтки переднихъ роговъ мозга, составляющія несомнѣнно главныя центральныя клѣтки его, образуются здѣсь, на сколько я могъ убѣдиться, далеко послѣ исчезанія желтка въ желточномъ пузырѣ. Я не могъ съ достовѣрностью найти ихъ въ мозгѣ трехмѣсячныхъ стерлядей, но не могу положительно утверждать ихъ отсутствіе въ это время, такъ какъ у меня былъ въ распоряженіи всего одинъ экземпляръ 3-хъ мѣсячной стерляди и тотъ былъ консервированъ далеко не удовлетворительно для подобныхъ изслѣдованій.

Въ строеніи бѣлаго вещества у взрослыхъ стерлядей я не замѣтилъ никакихъ выдающихся особенностей сравнительно съ этою частью мозга костистыхъ рыбъ, амфибій и другихъ животныхъ, изслѣдованныхъ много разъ.

2. Головной мозгъ.

Во время эмбріональнаго развитія головной мозгъ, представляющій переднее расширеніе спинномозговой трубки, раздѣляется на три первичные мозговые пузыря. Бороздки, отдѣляющія головные пузыри другъ отъ друга, идутъ сначала только по боковымъ частямъ головнаго мозга. Верхняя

стѣнка мозга не раздѣляется бороздкою, вслѣдствіе чего на продольных разрѣзахъ раннихъ стадіяхъ развитія она является въ видѣ сплошнаго свода, ограничивающаго сверху какъ передній, такъ и средній мозгъ. Къ концу развитія, на границѣ средняго и задняго мозга появляется поперечное углубленіе верхней стѣнки мозга, которое даетъ начало мозжечку, или лучше сказать valvula cerebelli. Развитіе мозжечка происходитъ собственно въ довольно поздній періодъ постэмбріональнаго развитія. Верхняя стѣнка во все время эмбріональнаго развитія гораздо тоньше нижней; это происходитъ вѣроятно оттого, что нижняя стѣнка утолщается, тогда какъ верхняя сохраняетъ свою первоначальную толщину. Для краткости мы будемъ верхнюю стѣнку называть сводомъ, нижнюю—дномъ мозговыхъ пузырей.

Отношеніе головнаго мозга къ окружающимъ частямъ не представляетъ ничего особеннаго, сравнительно съ другими позвоночными. Головной мозгъ окруженъ сбоковъ и снизу головными пластинками, представляющими продолженіе сегментныхъ пластинокъ; сводъ мозговыхъ пузырей непосредственно соприкасается съ эктодермомъ, такъ какъ головныя пластинки не доходятъ до верхней части головы. Подъ заднею частью головнаго мозга лежитъ хорда, которая доходитъ до передней части задняго мозговаго пузыря и оканчивается здѣсь заостреннымъ концомъ. Впереди хорды головныя пластинки растутъ въ видѣ поперечнаго валика вверхъ, образуя среднюю черепную перекладину, которая отдѣляетъ два переднихъ пузыря отъ задняго. Выше было уже сказано, что средняя черепная перекладина имѣетъ важное значеніе для развитія и морфологіи черепа
четъ основную часть черепа на двѣ части,
может быть удержано названіе, данное имъ
превертебральная черепа и вертебральная

(задняя). Совершенно то же значеніе имѣетъ средняя черепная перекладина и для мозга: она отдѣляетъ съ брюшной стороны передніе мозговые пузыри отъ задняго. Первые лежатъ въ превертебральной, послѣдній въ вертебральной части черепа. Въ позднихъ стадіяхъ эмбріональнаго развитія на сводѣ мозга, между среднимъ и заднимъ мозговымъ пузыремъ образуется, какъ выше было сказано, углубленіе, отдѣляющее оба упомянутые мозговые пузыря; оно вмѣстѣ съ тѣмъ служитъ зачаткомъ мозжечка. На продольныхъ разрѣзахъ зародышей (фиг. 81) и только что вылупившихся рыбокъ (фиг. 106) можно видѣть, что этотъ пережимъ лежитъ противъ средней черепной перекладины. Такое положеніе средней перекладины относительно углубленія, отдѣляющаго передніе мозговые пузыри отъ задняго, еще рѣзче выражаетъ дѣленіе мозга на превертебральную и вертебральную части, соотвѣтствующія по своему положенію такимъ же частямъ черепа. Въ вертебральной части черепа находится только первичный задній мозговой пузырь (продолговатый мозгъ и мозжечекъ), въ превертебральной—передній и средній мозговые пузыри (передній, промежуточный и средній мозги). У стерлядей отношенія мозговыхъ пузырей къ двумъ главнымъ отдѣламъ черепа (вертебральной и превертебральной) гораздо проще, чѣмъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, а такъ какъ подобныя же отношенія являются и у нѣкоторыхъ другихъ представителей низшихъ позвоночныхъ, напр. у селахій, то мы, мнѣ кажется, вправѣ смотрѣть на нихъ какъ на примитивныя. У высшихъ позвоночныхъ животныхъ (птицъ, млекопитающихъ) эти отношенія нѣсколько измѣняются, и въ самыхъ первыхъ стадіяхъ развитія конецъ хорды лежитъ не противъ границы задняго мозговаго пузыря, а заходитъ гораздо далѣе впередъ. Причина этой разницы въ положеніи мозговыхъ пузырей относительно превертебральной и вертебраль-

стѣнка мозга не раздѣляется бороздкою, вслѣдствіе чего на продольныхъ разрѣзахъ раннихъ стадіяхъ развитія она является въ видѣ сплошнаго свода, ограничивающаго сверху какъ передній, такъ и средній мозгъ. Къ концу развитія, на границѣ средняго и задняго мозга появляется поперечное углубленіе верхней стѣнки мозга, которое даетъ начало мозжечку, или лучше сказать valvula cerebelli. Развитіе мозжечка происходитъ собственно въ довольно поздній періодъ постэмбріональнаго развитія. Верхняя стѣнка во все время эмбріональнаго развитія гораздо тоньше нижней; это происходитъ вѣроятно оттого, что нижняя стѣнка утолщается, тогда какъ верхняя сохраняетъ свою первоначальную толщину. Для краткости мы будемъ верхнюю стѣнку называть сводомъ, нижнюю—дномъ мозговыхъ пузырей.

Отношеніе головнаго мозга къ окружающимъ частямъ не представляетъ ничего особеннаго, сравнительно съ другими позвоночными. Головной мозгъ окруженъ сбоковъ и снизу головными пластинками, представляющими продолженіе сегментныхъ пластинокъ; сводъ мозговыхъ пузырей непосредственно соприкасается съ экзодермомъ, такъ какъ головныя пластинки не доходятъ до верхней части головы. Подъ заднею частью головнаго мозга лежитъ хорда, которая доходитъ до передней части задняго мозговаго пузыря и оканчивается здѣсь заостреннымъ концомъ. Впереди хорды головныя пластинки растутъ въ видѣ поперечнаго валика вверхъ, образуя среднюю черепную перекладину, которая отдѣляетъ дно переднихъ пузырей отъ задняго. Выше было уже сказано, что средняя черепная перекладина имѣетъ весьма важное значеніе для развитія и морфологіи черепа; она раздѣляетъ основную часть черепа на двѣ части, для которыхъ можетъ быть удержано названіе, данное имъ Гегенбауромъ: *превертебральная* (передняя) и *вертебральная*

(задняя). Совершенно то же значеніе имѣетъ средняя черепная перекладина и для мозга: она отдѣляетъ съ брюшной стороны передніе мозговые пузыри отъ задняго. Первые лежатъ въ превертебральной, послѣдній въ вертебральной части черепа. Въ позднихъ стадіяхъ эмбріональнаго развитія на сводѣ мозга, между среднимъ и заднимъ мозговымъ пузыремъ образуется, какъ выше было сказано, углубленіе, отдѣляющее оба упомянутые мозговые пузыря; оно вмѣстѣ съ тѣмъ служитъ зачаткомъ мозжечка. На продольныхъ разрѣзахъ зародышей (фиг. 81) и только что вылупившихся рыбокъ (фиг. 106) можно видѣть, что этотъ пережимъ лежитъ противъ средней черепной перекладины. Такое положеніе средней перекладины относительно углубленія, отдѣляющаго передніе мозговые пузыри отъ задняго, еще рѣзче выражаетъ дѣленіе мозга на превертебральную и вертебральную части, соотвѣтствующія по своему положенію такимъ же частямъ черепа. Въ вертебральной части черепа находится только первичный задній мозговой пузырь (продолговатый мозгъ и мозжечекъ), въ превертебральной—передній и средній мозговые пузыри (передній, промежуточный и средній мозги). У стерлядей отношенія мозговыхъ пузырей къ двумъ главнымъ отдѣламъ черепа (вертебральной и превертебральной) гораздо проще, чѣмъ у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, а такъ какъ подобныя же отношенія являются и у нѣкоторыхъ другихъ представителей низшихъ позвоночныхъ, напр. у селахій, то мы, мнѣ кажется, вправѣ смотрѣть на нихъ какъ на примитивныя. У высшихъ позвоночныхъ животныхъ (птицъ, млекопитающихъ) эти отношенія нѣсколько измѣняются, и въ самыхъ первыхъ стадіяхъ развитія конецъ хорды лежитъ не противъ границы задняго мозговаго пузыря, а заходитъ гораздо далѣе впередъ. Причина этой разницы въ положеніи мозговыхъ пузырей относительно превертебральной и вертебраль-

ной частей черепа у высшихъ и низшихъ позвоночныхъ, вслѣдствіе недостатка фактическихъ данныхъ не ясна. Разница же сама по себѣ не представляетъ особенной важности, такъ какъ и у птицъ уже въ довольно раннихъ стадіяхъ развитія, когда мозгъ изгибается, отношенія задняго мозга къ вертебральной, переднихъ мозговыхъ пузырей—къ превертебральной части черепа также явственны какъ и у стерлядей (сравн. *Mihalkovics* Entwicklungsgeschichte des Gehirns Таб. IV, фиг. 34, 35, 36). Очень можетъ быть, что причина расположенія средняго мозговаго пузыря въ раннихъ стадіяхъ развитія у птицъ позади хорды (и черепной перекладины) заключается въ раннемъ и одновременномъ образованіи трехъ мозговыхъ пузырей. У стерлядей, также какъ и у амфибій (по Гëтте) образуются первоначально два пузыря, изъ которыхъ передній впослѣдствіе даетъ начало переднему и среднему, задній—заднему мозговому пузырю. Передній первичный мозговой пузырь лежитъ у нихъ впереди хорды, задній—надъ нею; слѣдовательно оба пузыря уже при своемъ появленіи соотвѣтствуютъ превертебральной и вертебральной части мозга. Передъ тѣмъ какъ превертебральный (передній) мозговой пузырь раздѣляется на два пузыря, онъ выростаетъ нѣсколько впередъ. У птицъ раздѣленіе мозговой трубки происходитъ ранѣе выростанія превертебральной части мозга, въ то время когда превертебральная часть, представляющая у нихъ въ первыя стадіи развитія только передній пузырь, чрезвычайно мала; вслѣдствіе этого вѣроятно средній мозговый пузырь лежитъ при своемъ образованіи въ вертебральной части мозга и только впослѣдствіи, при изгибаніи мозга занимаетъ относительно хорды, то положеніе, которое онъ занимаетъ у стерлядей. Вообще расчлененіе мозга на мозговые пузыри у птицъ (и высшихъ позвоночныхъ) представ-

ляетъ по сравненію съ низшими позвоночными признаки сокращеннаго развитія, при чемъ нѣкоторыя стадіи развитія, черезъ которыя проходитъ мозгъ стерлядей и вѣроятно другихъ низшихъ позвоночныхъ, у птицъ совершенно отсутствуютъ. Къ такимъ стадіямъ относится раздѣленіе мозга на два мозговые пузыря, которое предшествуетъ у стерлядей образованію трехъ пузырей. Съ другой стороны, дальнѣйшее развитіе мозговыхъ пузырей представляетъ у высшихъ позвоночныхъ, по сравненію съ стерлядями и вѣроятно съ другими низшими позвоночными, нѣкоторыя особенности, между которыми я теперь укажу только на образованіе глазныхъ пузырей, какъ на довольно важное отличіе между стерлядями и птицами, какъ представителями низшихъ и высшихъ позвоночныхъ. У птицъ вся боковая стѣнка перваго мозговаго пузыря идетъ на образованіе глазныхъ пузырей; вслѣдствіе этого передній мозгъ и всѣ части лежащія впереди глазныхъ пузырей образуются въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія черезъ выростаніе незначительнаго остатка передняго мозговаго пузыря. У стерлядей глазные пузыри образуются въ средней части первичнаго передняго мозговаго пузыря, и на образованіе ихъ идетъ незначительная часть стѣнки послѣдняго; вслѣдствіе этого впереди глазныхъ пузырей у стерлядей остается довольно значительная часть мозговаго пузыря, превращающаяся впослѣдствіе въ передній и промежуточный мозгъ. Тогда какъ у птицъ образованіе передняго мозга связано съ чрезвычайно сильнымъ ростомъ остатка передняго мозговаго пузыря, у стерлядей эта часть мозга растетъ чрезвычайно мало и дальнѣйшее развитіе ея заключается главнымъ образомъ въ утолщеніи боковыхъ стѣнокъ и дна передняго мозговаго пузыря.

Въ эмбріональномъ развитіи головнаго мозга у стерлядей можно отмѣтить слѣдующія наиболѣе выдающіеся мо-

менты: 1) расширеніе передней части спинномозговой бороздки, которое даетъ начало головному мозгу (фиг. 40—42); 2) первичное раздѣленіе зачатка головнаго мозга на 2 пузыря (фиг. 52); 3) усиленный ростъ передняго первичнаго мозговаго пузыря впередъ (фиг. 53, 54); 4) образованіе отъ первичнаго передняго мозга глазныхъ пузырей, въ видѣ слѣпыхъ выростовъ, берущихъ начало изъ средней части первичнаго передняго мозга; 5) раздѣленіе первичнаго передняго мозговаго пузыря на два пузыря: передній и средній мозговой пузыри. Границею между ними служитъ бороздка, проходящая за заднею стѣнкою первичныхъ глазныхъ пузырей по боковымъ частямъ передняго мозговаго пузыря. Какъ въ верхней стѣнкѣ (сводѣ), такъ и въ нижней (днѣ) передніе мозговые пузыри (передній и средній) совершенно не отдѣлены другъ отъ друга.

Задній мозговой пузырь во время эмбріональнаго развитія отдѣляется отъ переднихъ также только сбоку; верхняя стѣнка его образуетъ вмѣстѣ съ верхнею стѣнкою первичнаго передняго пузыря непрерывный сводъ. На брюшной сторонѣ оба пузыря отдѣлены другъ отъ друга среднею черепною перекладиною, которая прилегаетъ къ передней брюшной стѣнкѣ задняго мозговаго пузыря и съ начала развитія представляетъ перегородку, заключающуюся между переднею стѣнкою задняго пузыря (сзади), стѣнкою воронки (спереди) и нижнею стѣнкою средняго мозга (сверху). Къ концу эмбріональнаго развитія происходитъ отдѣленіе первичныхъ мозговыхъ пузырей съ верхней стороны (фиг. 81). Между заднимъ и среднимъ мозгомъ образуется углубленіе, которое служитъ зачаткомъ valvula cerebelli и обозначаетъ вмѣстѣ съ тѣмъ переднюю границу задняго мозга. Стѣнки этого углубленія утолщены и при томъ совершенно равно-

мѣрно какъ въ части прилежащей къ среднему, такъ и въ той, которая прилегаетъ къ заднему мозгу. Впослѣдствіи задняя стѣнка углубленія утолщается сильнѣе чѣмъ передняя и она то служитъ главнымъ образомъ зачаткомъ valvulae cerebelli, вырастающаго въ довольно поздней стадіи пост-эмбріональнаго развитія.

Образованіе мозжечка у стерлядей совершенно аналогично съ развитіемъ его у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, что служитъ наиболѣе вѣскимъ аргументомъ въ пользу того мнѣнія, что эта часть рыбьяго мозга дѣйствительно соотвѣтствуетъ мозжечку или заднему мозгу высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Какъ мы увидимъ дальше, въ наукѣ существуютъ довольно авторитетныя мнѣнія, оспаривающія такое значеніе ея.

По *Михалковичу* ([1]), у курицы образованіе мозжечка начинается раздѣленіемъ задняго мозговаго пузыря на 2 части: metencephalon и myelencephalon, изъ которыхъ первый даетъ начало мозжечку, тремъ стволамъ его: processus cerebelli ad cerebrum, ad pontem et ad medullam oblongatam т. Варолієву мосту, изъ втораго образуется продолговатый мозгъ, эпителій задняго сосудистаго сплетенія taeniae medullaris ([2]). Раздѣленіе первичнаго задняго мозговаго пузыря совершается у зародышей курицы довольно рано (на 58 часу развитія), за нѣсколько времени до загибанія головнаго мозга на брюшную сторону. У стерлядей я не видѣлъ подобнаго раздѣленія задняго мозга; у нихъ сзади задняго мозговаго пузыря образуется расширеніе, которое можетъ быть

([1]) *Mihalkowicz* loc cit. стр. 25.
([2]) Ibid. стр. 50.

принято за часть раздѣленнаго задняго пузыря (фиг. 59), но оно имѣетъ совершенно иное значеніе; изъ этого расширенія образуется ромбоидальная ямка, находящаяся въ передней части спиннаго мозга. Я долженъ сознаться, что даже и у птицъ раздѣленіе первичнаго задняго мозговаго пузыря на 2 пузыря, какъ его описываетъ Мигалковичъ, кажется мнѣ весьма мало доказаннымъ. Границы этихъ пузырей видны на одномъ только рисункѣ у *Мигалковича* (фиг. 33 Таб. IV loc. cit.); на сколько эти границы соотвѣтствуютъ дѣйствительнымъ границамъ между metencephalon (мозжечкомъ) и myelencephalon (продолговатымъ мозгомъ)—это не видно изъ дальнѣйшихъ стадій развитія, нарисованныхъ у *Мигалковича* на фиг. 35, 36 и 37 его Таб. IV. Хотя на всѣхъ упомянутыхъ сейчасъ рисункахъ обѣ части задняго мозга обозначены особыми буквами, но все таки граница между ними становится ясною только тогда, когда на верхней стѣнкѣ задняго мозговаго пузыря начинаетъ образоваться ясный зачатокъ мозжечка. Раздѣленіе мозга на 4 мозговыя пузыря, принимаемое Мигалковичемъ, предшествующее образованію передняго мозга т. е. раздѣленію мозга на 5 пузырей, не достаточно доказательно и я вполнѣ согласенъ съ *Келликеромъ* (¹), который говоритъ что и ясное раздѣленіе 3-го мозговаго пузыря на предзадній и задній мозговые пузыри (Hinterhirn u. Nachhirn) становится замѣтнымъ только съ того времени, какъ появляется болѣе опредѣленно зачатокъ мозжечка, что происходитъ послѣ изгибанія мозга. Развитіе мозжечка у

(¹) *Kölliker*. Entwiek. des Menschen u. d. höher. Thiere 2 Aufl. стр. 306.

стерлядей совершенно подтверждаетъ это мнѣніе Келликера и, хотя у стерлядей изгибанія мозга совершенно не происходитъ, но опредѣленный зачатокъ мозжечка является именно въ такой же формѣ, въ какой онъ существуетъ послѣ изгибанія мозга у зародышей птицъ.

Окончивъ этимъ краткій обзоръ эмбріональнаго развитія мозга, мы можемъ перейти теперь къ изслѣдованію постэмбріональнаго развитія, начиная съ мозга вылупившейся рыбки. Мозгъ такихъ рыбокъ представляетъ значительный прогрессъ сравнительно съ позднѣйшею разсмотрѣнною нами стадіею эмбріональнаго развитія; къ сожалѣнію я не могъ пополнить пробѣлъ между этими двумя стадіями развитія, такъ какъ у меня не доставало зародышей именно въ послѣднихъ стадіяхъ развитія, передъ вылупленіемъ. Разница въ строеніи мозга вылупившейся стерлядки (фиг. 106) и тѣмъ, который былъ разсмотрѣнъ въ первой части (фиг. 81 — 84), довольно значительна и заключается главнымъ образомъ въ дифференцированіи передняго мозговаго пузыря и въ утолщеніи нижнихъ стѣнокъ остальныхъ пузырей,— утолщенія, представляющія зачатки различныхъ частей мозга. Въ переднемъ мозговомъ пузырѣ образовались утолщенія, объособляющія собственно передній мозгъ отъ промежуточнаго, а на сводѣ передняго пузыря образовался слѣпой трубкообразный отростокъ, составляющій зачатокъ glandula pinealis. Верхняя стѣнка промежуточнаго мозга еще не образовалась; она появляется впослѣдствіи. На брюшной стѣнкѣ средняго и промежуточнаго мозговъ образуются утолщенія, дающія начало различнымъ частямъ средняго и промежуточнаго мозга. Въ заднемъ мозгу замѣтно сильное утолщеніе нижней стѣнки (дна); напротивъ, верхняя стѣнка становится тоньше; она превращается въ тончайшую оболочку, прикрывающую полость четвертаго желудочка мозга

и переходящую на передней части въ упомянутое выше углубленіе, зачатокъ valvula cerebelli. Въ зачаткѣ мозжечка, кромѣ упомянутаго уже выше утолщенія задней стѣнки, никакихъ другихъ измѣненій не замѣчается.

Изъ этого краткаго описанія видно, что мозгъ вылупившейся стерляди представляетъ уже зачатки всѣхъ отдѣльныхъ частей, различаемыхъ въ развитомъ мозгу и, поэтому мы можемъ, при дальнѣйшимъ описаніи, разсматривать развитіе каждой изъ этихъ частей въ отдѣльности. Начнемъ съ передняго мозговаго пузыря.

Къ концу эмбріональнаго развитія на верхней стѣнкѣ передняго пузыря образуется glandula pinealis, которую мы встрѣчаемъ у вылупившагося изъ яйца зародыша въ видѣ слѣпой трубочки, направленной слѣпымъ концомъ назадъ. Такъ какъ glandula pinealis образуется на заднемъ концѣ передняго мозговаго пузыря и сохраняетъ это положеніе даже послѣ образованія промежуточнаго мозга, то съ появленіемъ ее устанавливается граница между переднимъ мозгомъ и лежащими сзади его частями. Образованіе glandula pinealis имѣетъ у многихъ позвоночныхъ животныхъ весьма важное значеніе при расчлененіи мозга. Glandula pinealis представляетъ у стерлядей, какъ и у селахій и вѣроятно другихъ рыбъ, не только границу передняго мозга отъ средняго, но вмѣстѣ съ тѣмъ и намѣчаетъ раздѣленіе передняго мозговаго пузыря на передній и промежуточный мозгъ, такъ какъ она съ одной стороны отдѣляется отъ средняго, съ другой отъ передняго мозговаго пузыря (фиг. 106 Gl. pin.) и расположена между обоими. Въ первыхъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія glandula pinealis представляетъ собою зачатокъ промежуточнаго мозга и, какъ увидимъ дальше, образованіе верхней стѣнки промежуточнаго мозга (tela ventriculi tertii) находится въ тѣсной связи

съ дальнѣйшимъ развитіемъ этой части мозга. У селахій, у которыхъ образованіе промежуточнаго мозга и расчлененіе передняго мозговаго пузыря на передній и промежуточный мозги изслѣдовано подробнѣе, чѣмъ у другихъ позвоночныхъ животныхъ, образованіе glandula pinealis имѣетъ тоже значеніе, какъ и у стерлядей, какъ это видно изъ изслѣдованій *Бальфура* (¹). У селахій долгое время верхняя стѣнка thalamencephalon (промежуточнаго мозга) занята исключительно glandula pinealis, по бокамъ которой впослѣдствіе образуются thalami optici (Бальфуръ), соединенныя между собою заднею коммиссурою (comissura posterior).

Способъ образованія glandula pinealis мнѣ остался неизвѣстнымъ, но, судя по отношенію ея къ крышкѣ передняго мозга, едва ли можно сомнѣваться, что она образуется какъ полный выростъ верхней стѣнки передняго мозга, аналогично съ тѣмъ какъ это описано относительно селахій въ прекрасномъ изслѣдованіи *Бальфура*.

Раздѣленіе передняго мозга на передній и промежуточный мозгъ, обозначившееся появленіемъ glandula pinealis, въ слѣдующія стадіи развитія продолжается далѣе. Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 107 Gl. pin) glandula pinealis отодвигается нѣсколько назадъ, и между основаніемъ ея и желобкомъ, отдѣляющимъ ее отъ передняго мозга, образуется тонкая пластинка, ограничивающая сверху полость промежуточнаго мозга—третій желудочекъ (фиг. 107 Vt. III). Эта пластинка составляетъ зачатокъ крышки промежуточнаго мозга (tela ventriculi tertii) и образуется по всей вѣроятности вслѣдствіе роста основной части glandula pinealis. Одновременно съ образованіемъ зачатка крышки третьяго желудочка при

(¹) A Monograph on the developm. of Elasmobr. fisches стр. 176 и слѣд.

основаніи задней стѣнки glandula pinealis, съ боковъ ея образуются утолщенія, которыя могутъ быть обозначены какъ comissura posterior и comissura media и соединяются непосредственно съ верхней стѣнкой средняго мозга. На болѣе позднихъ стадіяхъ развитія comissura posterior утолщается (фиг. 109 Cp) и состоитъ изъ сѣраго и бѣлаго вещества, непосредственно переходящихъ въ таковыя же вещества крышки средняго мозга. На горизонтальныхъ разрѣзахъ двухнедѣльныхъ рыбокъ можно довольно ясно видѣть форму comissura media и отношеніе ея къ tela ventriculi tertii и къ стѣнкамъ средняго мозга. Comissura media отходитъ въ видѣ двухъ изогнутыхъ утолщеній отъ передней стѣнки средняго мозга, утолщеныхъ при основаніи и утончающихся при соединеніи съ tela ventriculi tertii (фиг. 122 Th). Они составляютъ заднюю стѣнку промежуточнаго мозга и соединяются впослѣдствіе на границѣ съ среднимъ мозгомъ посредствомъ comissura posterior.

Промежуточный мозгъ расположенъ между переднимъ и среднимъ мозговыми пузырями въ формѣ клина, основаніемъ котораго будетъ крышка мозга, а верхушка врѣзывается между переднимъ и среднимъ мозгомъ. Сложная форма стѣнокъ его и форма полости третьяго желудочка, обусловливаемая стѣнками, довольно легко можетъ быть изучена при комбинированіи поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ. Изъ разрѣзовъ видно, что полость третьяго желудочка у только что вылупившейся стерляди ограничивается сверху glandula pinealis и непосредственно сообщается съ ея полостью; сбоковъ границами ея служатъ утолщенія задней стѣнки воронки (фиг. 106 Lob. O), которыя лежатъ непосредственно подъ крышкою задняго мозга и представляютъ двѣ значительныя массы, соединяющіяся съ одной стороны съ передними мозговыми пузырями, или луч-

ше сказать съ утолщеніями наружныхъ стѣнокъ послѣднихъ, съ другой съ утолщенными средними и нижними стѣнками задняго мозга (фиг. 106 О, С., Mob). На этой фигурѣ разрѣзъ прошелъ не совсѣмъ по осевой части мозга и поэтому соединеніе упомянутыхъ утолщеній съ переднимъ мозгомъ видно яснѣе, чѣмъ на слѣдующихъ фигурахъ (107, 108 и 109). Утолщенія, ограничивающія третій желудочекъ съ боковъ и сзади (фиг. 106 Lob. О), которыя я назвалъ утолщеніями боковыхъ стѣнокъ воронки, могутъ быть такъ названы потому, что они находятся дѣйствительно на тѣхъ мѣстахъ, гдѣ во время эмбріональнаго развитія находится воронка, лежащая впереди отъ средней черепной перекладины (Mtb фиг. 106). Такъ какъ эта часть мозга впослѣдствіи превращается въ часть средняго мозга и именно въ ту, которая соотвѣтствуетъ pars peduncularis (*Штида*) [1] мозга костистыхъ рыбъ, то мы можемъ удержать это названіе для обозначенія упомянутыхъ утолщеній. Мы разсмотримъ эту интересную часть мозга впослѣдствіи, когда будетъ рѣчь о среднемъ мозгѣ; здѣсь же я замѣчу только что верхнюю границу pars peduncularis составляетъ comissura media, которая лежитъ между обоими peduncul'ами; книзу pars peduncularis граничитъ съ воронкою, которая подобно comissura media лежитъ между pars commissurialis обѣихъ сторонъ. Нижнюю границу промежуточнаго мозга составляетъ infundibulum (фиг. 106 Jnf), которая послѣ образованія коммисуріальныхъ утолщеній на боковыхъ стѣнкахъ мозга, составлявшихъ прежде ея боковыя стѣнки, значительно сокращается въ объемѣ (ср. фиг. 106 и 107).

---

(1) *Stieda* Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische (Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XVIII) Separ. Abdr. стр. 26.

[illegible] [illegible] ее будетъ служить нижняя часть ран[illegible] [illegible] выпячивается нѣсколько въ полости [illegible] и образуетъ на концѣ два поперечныхъ [illegible] [illegible] (фиг. 115, 116).

Передній мозгъ (lobi anteriores s. hemisphaerici) обособляется [illegible] еще во время эмбріональнаго развитія, такъ какъ у вылупившейся стерляди онъ является уже въ видѣ отдѣльной части мозга, отдѣленной со всѣхъ сторонъ отъ остальныхъ частей. Въ раннихъ стадіяхъ эмбріональнаго развитія lobi hemisphaerici (фиг. 106 C) представляютъ сравнительно съ остальными отдѣлами мозга на столько незначительную часть мозга, что при изслѣдованіи свѣжихъ рыбокъ или же просвѣтленныхъ цѣликомъ гвоздичнымъ масломъ или [illegible] они мало замѣтны; въ дальнѣйшихъ стадіяхъ развитія (фиг. 107, 108 и 109 C) объемъ переднихъ лопастей увеличивается и у трехнедѣльныхъ мальковъ онѣ уже довольно значительны и раздѣлены снаружи на двѣ симметрическія половины. Lobi hemisphaerici образуются вслѣдствіе утолщенія боковыхъ стѣнокъ первичнаго передняго мозгового пузыря (т. е. зачатка передняго и промежуточнаго мозга). Это утолщеніе развивается постепенно и достигаетъ наибольшихъ размѣровъ въ верхней части мозга; отсюда книзу стѣнки передняго мозга постепенно становятся тоньше. Верхнюю стѣнку передняго мозга составляетъ тонкая пластинка, состоящая изъ одного слоя довольно плоскихъ клѣтокъ и образующая сводъ надъ полостью передняго мозга. *Lobi hemisphaerici*, соединяются на верхней части мозга со сводомъ (фиг. 112 и 113 C) и, такъ какъ они утолщены наиболѣе именно въ верхней части, а сводъ представляетъ тонкую пластинку, то они рѣзко ограничены отъ свода, какъ это видно на поперечныхъ

разрѣзахъ (фиг. 112). Сводъ налегаетъ съ боковъ и спереди на верхнія края lobi hemisphaerici.

Полость передняго мозга, ограниченная сверху сводомъ и съ боковъ lobi hemisphaerici, имѣетъ въ разрѣзѣ форму треугольника обращеннаго основаніемъ вверхъ. Въ верхней части она расширяется въ стороны. По своей относительной величинѣ, эти расширенія не могутъ быть сравнимы съ боковыми желудочками высшихъ позвоночныхъ животныхъ; такъ какъ, однако, онѣ лежатъ между сводомъ и утолщеніями передняго мозга (lobi hemispharici), соотвѣтствующими corpora striata, то по топографическому положенію представляютъ гомологи боковыхъ желудочковъ.

Въ раннихъ стадіяхъ развитія передній мозгъ не раздѣленъ снаружи на двѣ симметрическіе половины, такъ какъ боковыя утолщенія его т. е. lobi hemisphaerici еще недостаточно развиты и не обособляются въ видѣ самостоятельныхъ частей передняго мозга, отдѣльныхъ отъ свода. Къ концу третьей недѣли, когда lobi hemisphaerici значительно выростаютъ впередъ и въ стороны, они снаружи являются уже въ видѣ обособленныхъ полушарообразныхъ массъ, составляющихъ переднюю часть мозга и соединенныхъ только по срединѣ тонкою пластинкою—сводомъ (фиг. 110 C). Такъ какъ это разростаніе совершается исключительно на счетъ боковыхъ утолщеній, и ни сводъ, ни полость общаго желудочка передняго мозга при этомъ не увеличиваются пропорціонально росту боковыхъ утолщеній, то понятно, что въ развитомъ мозгу взрослыхъ стерлядей lobi hemisphaerici будутъ представлять совершенно плотныя тѣла, соединенныя другъ съ другомъ на верху посредствомъ свода и отдѣленныя другъ отъ друга съ внутренней стороны полостью передняго желудочка мозга.

До сихъ поръ мы разсматривали передній мозгъ въ отдѣльности, безъ отношенія его къ сосѣднимъ частямъ мозга: промежуточному и среднему мозговымъ пузырямъ. Выше, при описаніи промежуточнаго мозга было сказано, что сводъ передняго мозга продолжается въ верхнюю стѣнку (крышку) промежуточнаго мозга и отдѣляется отъ послѣдняго только пережимомъ, который въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія лежитъ при основаніи glandula pinealis, впослѣдствіе же помѣщается на передней границѣ tela ventriculi tertii и отдѣляетъ послѣднюю отъ передняго мозговаго пузыря. Этимъ пережимомъ разграничиваются желудочки передняго мозга отъ третьяго желудочка мозга; оба желудочка соединяются другъ съ другомъ подъ пережимомъ посредствомъ отверстія, которое соотвѣтствуетъ foramen Monroi мозга высшихъ животныхъ (фиг. 108 For. Mr).

Боковыя стѣнки передняго мозга граничатъ сзади съ среднимъ мозгомъ. Такъ какъ утолщенія передняго мозга (lobi hemisphaerici) доходятъ сзади до средняго мозга, боковыя стѣнки которыхъ также утолщены (pars peduncularis), то на горизонтальныхъ разрѣзахъ вся боковая стѣнка переднихъ мозговыхъ пузырей является утолщенною (фиг. 121, 123, 124, 126). Въ раннихъ стадіяхъ эмбріональнаго развитія граница между lobi hemisphaerici и pars peduncularis mesencephali снаружи мало замѣтна (фиг. 121); обѣ эти части главнымъ образомъ отдѣляются другъ отъ друга съ внутренней стороны, и именно вслѣдствіе того, что lobi hemisphaerici становятся тоньше по направленію къ задней части передняго мозга, pars peduncularis напротивъ утончается къ границѣ съ переднимъ мозгомъ. Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія, соотвѣтственно положенію внутренней границы, снаружи появляется неглубокая бороздка, отдѣляющая боковыя стѣнки передняго и средняго мозга. Эти

бороздка проходитъ сверху внизъ и становится, по мѣрѣ приближенія къ нижней части мозга, мельче, такъ что на горизонтальныхъ разрѣзахъ нижней части мозга (фиг. 125, 126) она уже совершенно незамѣтна. Сравнивая серію горизонтальныхъ разрѣзовъ, проведенныхъ через голову стерляди другъ съ другомъ, можно убѣдиться, что бороздка, отдѣляющая боковыя части передняго и средняго мозга, проходитъ въ верхней части мозга на задней границѣ промежуточнаго мозга и отдѣляетъ послѣдній отъ средняго мозга (сравн. фиг. 122, 123 съ 124 и 125). На горизонтальныхъ разрѣзахъ черезъ верхнюю часть мозга видна какъ задняя, такъ и передняя бороздки, ограничивающія промежуточный мозгъ (фиг. 122). На слѣдующемъ же разрѣзѣ (фиг. 123) видна уже только одна задняя бороздка, которая на слѣдующемъ разрѣзѣ (фиг. 124) переходитъ въ бороздку, отдѣляющую боковыя части передняго и средняго мозговыхъ пузырей. Изъ сравненія этихъ трехъ разрѣзовъ между собою можно себѣ составить понятіе о положеніи промежуточнаго мозговаго пузыря относительно передняго и средняго пузырей. Промежуточный мозговой пузырь, вклинивается между верхнею частью передняго и средняго мозговыхъ пузырей и ограничивается съ боковъ и снизу, соединяющимися между собою, утолщенными боковыми стѣнками послѣднихъ.

Нижнюю границу передняго мозга составляетъ тонкая пластинка, соединяющая корни обоихъ оптическихъ нервовъ. Эта пластинка въ мозгахъ другихъ животныхъ называется эмбріологами послѣдняго времени (Гетте, Михалковичъ) пластинкою оптическихъ нервовъ (фиг. 107, 108 Op). Она располагается между переднимъ мозгомъ и infundibulum. Пластинка зрительныхъ нервовъ ограничиваетъ снизу полость этихъ нервовъ и на продольныхъ разрѣзахъ отдѣляется ма-

ленькою перемычкою отъ передней стѣнки infundibulum (фиг. 107 и 107 No).

Подъ именемъ infundibulum мы обозначали въ эмбріональномъ періодѣ развитія весьма значительную часть мозга, лежащую впереди отъ средней черепной перекладины и составляющую часть передняго мозга (до раздѣленія его на передній и промежуточный мозгъ). Такъ какъ въ эмбріональномъ періодѣ развитія, не смотря на утолщеніе нижней и боковыхъ стѣнокъ мозговаго зачатка, разница въ толщинѣ стѣнокъ въ различныхъ частяхъ мозга не велика, то infundibulum не отдѣляется рѣзкими границами отъ прилежащихъ частей. У вылупившейся рыбки (фиг. 106 и слѣд.) вслѣдствіе утолщенія боковыхъ и нижней стѣнокъ всѣхъ мозговыхъ пузырей,—утолщенія не переходящаго однако на infundibulum (фиг. 106 Inf.),—эта послѣдняя часть мозга отграничивается отъ сосѣднихъ частей и является въ видѣ треугольнаго, сплющеннаго сзади на передъ отростка, отличающагося на продольныхъ разрѣзахъ незначительной толщиной своихъ стѣнокъ, сравнительно съ остальными частями мозга. На поперечныхъ разрѣзахъ можно легко убѣдиться, что infundibulum отдѣляется отъ верхней части промежуточнаго мозга бороздкою, проходящею параллельно основанію мозга т. е. въ горизонтальномъ направленіи. Образованіе этой бороздки по всей вѣроятности объусловливается расположеніемъ утолщеній въ верхней и нижней частяхъ стѣнокъ промежуточнаго мозга; по своему положенію бороздка соотвѣтствуетъ sulcus Monroi, появляющейся въ мозгахъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Изъ поперечнаго разрѣза, нарисованнаго на фиг. 114 видно, что бороздка лежитъ какъ разъ между верхними утолщеніями стѣнокъ промежуточнаго мозга и нижними (Lobo и Jnf); такъ какъ при образованіи этихъ утолщеній, какъ видно изъ приложенной

фигуры, стѣнки мозга выпячиваются нѣсколько наружу, то неутолщенная часть будетъ являться нѣсколько вдавленною. Эта менѣе утолщенная часть и приходится какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ лежитъ sulcus Monroi; поэтому я предполагаю, что эта бороздка, раздѣляющая промежуточный мозгъ на верхнюю и нижнюю часть (именно на часть зрительныхъ бугровъ и на воронку), появляется вслѣдствіе утолщеній въ верхней и нижней частяхъ и располагается между этими утолщеніями.

При описаніи промежуточнаго мозга я говорилъ только о верхней стѣнкѣ его и о такъ называемой comissura media, лежащихъ съ боковъ tela ventriculi tertii; я не упоминалъ о боковыхъ верхнихъ утолщеніяхъ, о которыхъ сейчасъ была рѣчь, потому что эти утолщенія непосредственно связаны съ pars peduncularis средняго мозга и сначала даже не отдѣлены отъ нихъ. Онѣ составляютъ однако въ мозгѣ взрослыхъ стерлядей, какъ и въ мозгѣ костистыхъ рыбъ ([1]), обособленную часть, прилегающую только къ педункуламъ т. е. продолженію partis peduncularis средняго мозга. Эти утолщенія составляютъ зачатки той части мозга, которую можно назвать, по аналогіи съ мозгомъ костистыхъ рыбъ, зрительными буграми (thalami optici). На мозгахъ вылупившихся стерлядей зрительные бугры не отдѣляются отъ pars peduncularis и слиты съ ними въ видѣ общаго утолщенія стѣнокъ передняго и средняго мозга. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія можно уже отличить отдѣльныя части этого утолщенія (фиг. 107). На удачныхъ разрѣзахъ можно именно видѣть три отдѣльныхъ части этого утолщенія: среднее изъ нихъ составляетъ thalami optici (фиг. 107 Tho), заднее—pars pe-

---

([1]) См. Stieda Über das Nervensystem der Knochenfische. стр. 44.

dunculаris или pedunculi, о которыхъ будетъ рѣчь при описаніи средняго мозга.

Что касается передней части утолщенія, которая вмѣстѣ съ тѣмъ будетъ и нижнею, то, судя по положенію этой части мозга относительно thalami и infundibulum (см. фиг. 107 и фиг. 115), я позволяю себѣ высказать предположеніе, что эта часть утолщеній боковыхъ стѣнокъ мозга превращается впослѣдствіе въ lobi inferiores. У взрослыхъ стерлядей lobi inferiores представляютъ весьма сильно развитыя бугры, лежащія подъ pars peduncularis и отдѣленныя спереди и съ боковъ отъ infundibulum; по степени развитія у стерлядей онѣ нисколько не уступаютъ одноименнымъ частямъ мозга костистыхъ рыбъ. Lobi inferiores отдѣлены сверху отъ pars peduncularis бороздкою, которая по своему положенію совершенно соотвѣтствуетъ sulcus Monroi, описанной нами у зародышей. Какъ та такъ и другая имѣютъ горизонтальное положеніе и отдѣляютъ въ передней части мозга (въ промежуточномъ мозгу) верхнюю — зрительнобугорную и нижнюю — воронковую части. На этомъ основаніи я предполагаю, что нижнее утолщеніе боковой стѣнки промежуточнаго мозга, лежащее книзу отъ sulcus Monroi и соотвѣтствующее по положенію lobi inferiores, есть зачатокъ этихъ послѣднихъ.

Средній мозговой пузырь, какъ было сказано выше, отдѣляется сзади отъ задняго пузыря пережимомъ, составляющимъ зачатокъ мозжечка (стр. 169), или правильнѣе сказать valvula cerebelli, такъ какъ собственно мозжечекъ обособляется и достигаетъ своего развитія весьма поздно, а какъ зачатокъ его является valvula cerebelli. Спереди средній мозгъ отдѣленъ отъ промежуточнаго посредствомъ glandula pinealis. Боковыя стѣнки средняго мозга къ концу эмбріональнаго развитія весьма сильно утолщаются, что до-

казывается тѣмъ, что у вылупившейся стерляди онѣ значительно толще, чѣмъ въ позднѣйшихъ описанныхъ мною стадіяхъ развитія. Это утолщеніе, какъ и утолщенія въ переднемъ мозгу, идетъ по всей вѣроятности весьма быстро къ концу эмбріональнаго періода развитія, такъ какъ у сравнительно весьма развитыхъ зародышей (на 8-й день развитія) боковыя и нижнія стѣнки мозга сравнительно съ таковыми же вылупившихся зародышей весьма слабо утолщены

Для того чтобы лучше оріентироваться относительно развитія средняго мозга, представляющаго довольно сложное строеніе, я считаю нужнымъ сказать нѣсколько словъ о строеніи средняго мозга взрослыхъ стерлядей, тѣмъ болѣе что анатомія мозга ганоидъ (и осетровъ въ особенности) до сихъ поръ очень мало изслѣдована. Средній мозгъ стерляди по своему строенію очень похожъ на соотвѣтствующую ему часть мозга костистыхъ рыбъ, извѣстную подъ названіемъ lobi optici (¹) или lobi bigemini. Какъ у костистыхъ рыбъ, въ среднемъ мозгу стерляди можно различать: 1) крышку (tectum lobi optici, или лучше tectum mesencephali), 2) pars peduncularis, составляющій утолщеніе боковыхъ и нижней стѣнокъ средняго мозга и соединяющійся кпереди съ lobi anteriores, кзади съ pars comissurialis задняго мозга, и наконецъ 3) внутреннюю мозговую массу (torus longitudinalis и tori semicirculares Halleri), разгораживающую полость средняго мозга на двѣ части: верхнюю, которую объозначаютъ какъ ventriculus lobi optici и нижнюю, которую можно назвать въ отличіе отъ верхней aquaeductus Sylvii. Отношеніе между этими частями слѣдующее. Крышка (tectum mesen-

(¹) См. *Stieda*. Unters. über das Nervens. der Knochenf. (Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XVIII. Sep. Abdr. стр. 26 и стр. 40—44.

cephali) представляетъ сравнительно довольно тонкую пластинку, раздѣленную продольною бороздкою на двѣ полукруглыя выпуклыя части, сростающіяся своими краями съ верхнимъ краемъ боковыхъ стѣнокъ mesencephali (pars peduncularis). Къ краямъ крышка средняго мозга значительно утолщается. Pars peduncularis, составляющая боковую и нижнюю стѣнку mesencephali находится и по развитію и въ анатомическомъ отношеніи въ ближайшей связи съ tori, образующими какъ мы увидимъ изъ исторіи развитія одну общую массу, раздѣляющуюся впослѣдствіе бороздками на три части (два tori semicirculares и одинъ torus longitudinalis). Pars peduncularis тянется отъ продолговатаго мозга (отъ pars comissurialis) къ переднему мозгу. Въ области средняго мозга, къ внутренней стѣнкѣ pars peduncularis прикрѣпляются спайками съ каждой стороны torus semicircularis, которыя отсюда направляются внутрь, къ центру средняго мозга и здѣсь спаиваются вмѣстѣ съ torus longitudinalis. Вся эта внутренняя часть средняго мозга, перегораживающая въ срединѣ его полость виситъ свободно внутри средняго мозга на двухъ описанныхъ сейчасъ спайкахъ. Спайки, поддерживающія tori лежатъ въ задней части средняго мозга, близко возлѣ pars comissurialis и вслѣдствіе этого отчасти соединяются съ упомянутою сейчасъ частью задняго мозга и съ мозжечкомъ. Если осторожно снять tectum mesencephali и отдѣлить мозжечекъ отъ боковыхъ стѣнокъ продолговатаго мозга, то обнаживши полость средняго и задняго мозга, можно убѣдиться, что на нижней части мозжечка находятся волокна, непосредственно переходящія въ tori semicirculares и служащія для соединенія послѣднихъ съ мозжечкомъ.

Познакомившись вкратцѣ съ строеніемъ средняго мозга взрослыхъ стерлядей, мы можемъ теперь перейти къ развитію описанныхъ сейчасъ частей его. Какъ видно на про-

дольныхъ разрѣзахъ, верхняя стѣнка средняго мозга у вылупившейся стерляди (фиг. 106 Crbg), сравнительно съ боковыми стѣнками и нижнею, очень мало утолщена. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія (фиг. 107) она утолщается; это утолщеніе усиливается сзади на передъ. Въ передней части средняго мозга, на границѣ съ glandula pinealis крышка средняго мозга достигаетъ наибольшей толщины. Изъ положенія крышки относительно остальныхъ частей нетрудно вывести заключеніе, что она превращается въ tectum loborum bigeminorum (mesencephali). У трехнедѣльныхъ стерлядовъ (фиг. 110 Cor. b.) tectum раздѣляется уже продольною бороздою на двѣ симметрическія половины. Утолщенныя боковыя стѣнки средняго мозга, непосредственно соединяющіеся съ утолщеніями передняго мозга — lobi anteriores и thalami optici, даютъ начало pars peduncularis cerebri и связаннымъ съ ними tori. Мы видѣли уже при описаніи развитія промежуточнаго мозга, что это утолщеніе раздѣляется поперечными бороздками на три части, изъ которыхъ задняя служитъ зачаткомъ pars peduncularis. Верхняя внутренная часть ея, какъ и въ другихъ частяхъ мозга состоитъ изъ сѣраго вещества, нижняя наружная—изъ бѣлаго, составляющаго продолженіе бѣлаго вещества спиннаго и продолговатаго мозговъ. На поперечныхъ разрѣзахъ можно прослѣдить какъ ходъ pars peduncularis, такъ и отношеніе ея къ внутренней гангліозной массѣ, составляющей зачатокъ tori. Внутренняя гангліозная масса происходитъ,—какъ можно было догадаться изъ ея анатомическаго строенія,—черезъ сростаніе pars peduncularis въ срединѣ средняго мозга. Сравнивая рядъ поперечныхъ разрѣзовъ начиная съ передней части мозга по направленію назадъ, можно убѣдиться въ совершенной правильности этого заключенія. На фиг. 115, 116 и 117 представлены три разрѣза изъ край-

нихъ пунктовъ средняго и промежуточнаго мозга, которыя хотя не представляютъ полной картины постепеннаго сростанія pars peduncularis обѣихъ сторонъ мозга для образованія tori, но могутъ служить къ объясненію самаго процесса образованія этихъ частей. Фиг. 115 представляетъ разрѣзъ изъ задней части промежуточняго мозга; на разрѣзѣ видны боковыя утолщенія, сходящіяся въ нижней части мозга на границѣ зрительнобугорной и воронковой частей. На фиг. 116 нарисованъ разрѣзъ черезъ среднюю часть mesencephali. Полость средняго мозга раздѣлена на разрѣзѣ на двѣ части: верхнюю, довольно широкую и невысокую полость, прикрытую сверху tectum mesencephali и нижнюю, являющуюся въ видѣ довольно маленькаго канала четыреугольной формы, вытянутой кверху и книзу. Первая изъ этихъ полостей (фиг. 116 V. M.) есть ventriculus loborum bigeminorum, вторая (фиг. 116 Aq. S) составляетъ aquaeductus Sylvii. Ганглiозная масса раздѣляющая обѣ полости другъ отъ друга непосредственно продолжается въ утолщенія боковыхъ стѣнокъ мозга (Pp). Эта ганглiозная масса и составляетъ зачатокъ того ганглiознаго утолщенія, которое можетъ быть обозначено подъ именемъ tori. Оно еще не имѣетъ и слѣдовъ раздѣленія на torus longitudinalis и на tori semicerculares, но образованіе его изъ двухъ симметрическихъ половинъ и именно изъ боковыхъ утолщеній (pars peduncularis) видно уже изъ распредѣленія сѣраго вещества. Сѣрое вещество, скопляющееся на той сторонѣ pars peduncularis, которая обращена къ полости средняго мозга, окружаетъ aqueductus Sylvii и отсюда подымаясь кверху образуетъ кору pars peduncularis; такимъ образомъ въ сѣромъ веществѣ можно различить двѣ симметричныя половины, сходящіяся въ срединѣ и переходящія книзу въ окружность aquaeductus Sylvii. Форма Сильвіева водопровода представляетъ

также указаніе на первоначальное соединеніе его съ желудочкомъ двухолмія. Изслѣдуя разрѣзы слѣдующія за фиг. 117, мы переходимъ въ ту область гдѣ сростанія pars peduncularis оканчивается т. е. переходимъ за заднюю границу tori; полость продолговатаго мозга въ этомъ мѣстѣ состоитъ изъ тѣхъ же частей, какъ и въ среднемъ мозгу; здѣсь мы встрѣчаемъ и верхнюю часть соотвѣтствующую ventriculus loborum bigeminorum и часть соотвѣтствующую aquaeductus, но обѣ онѣ соединены и вмѣстѣ обѣ полости представляютъ Т-образную форму. Слѣдя за постепеннымъ рядомъ разрѣзовъ, мы приходимъ къ заключенію, что всѣ отдѣльныя части мозга: pars peduncularis, tori, pars comissurialis, черезъ которую прошелъ разрѣзъ фиг. 118 и 119 представляютъ части одного утолщенія боковыхъ и нижней стѣнокъ, идущаго отъ продолговатаго мозга вплоть до lobi anteriores.

Задній мозговой пузырь, какъ видно изъ первыхъ стадій развитія головнаго мозга, очень рано объособляется сначала съ боковъ, а за тѣмъ и сверху отъ переднихъ двухъ мозговыхъ пузырей. Отдѣленіе его сбоку происходитъ вслѣдствіе расширенія его въ передней части, непосредственно прилегающей къ переднимъ пузырямъ; отдѣленіе сверху совершается вслѣдствіе образованія на его передней границѣ пережима, который составляетъ, какъ сказано выше, зачатокъ valvula cerebelli. Съ появленіемъ этого пережима въ заднемъ мозговомъ пузырѣ можно различить двѣ части: переднюю состоящую изъ утолщенной и углубленной верхней стѣнки и соотвѣтственной ей нижней стѣнки и заднюю состоящую изъ всей остальной части задняго мозговаго пузыря. Изъ передней части образуется мозжечекъ съ valvula cerebelli и съ тѣмъ отдѣломъ продолговатаго мозга, который по примѣру *Стиды* (для костистыхъ рыбъ) можетъ быть названъ pars comissurialis; изъ задней части образуется про-

долговатый мозгъ. Обѣ части задняго мозговаго пузыря не могутъ быть разсматриваемы какъ отдѣльные вторичные мозговыя пузыри, такъ какъ онѣ не отдѣляются другъ отъ друга снаружи и имѣютъ одну нераздѣльную полость. Образованіе мозжечка, хотя оно и сопровождается отдѣленіемъ pars comissurialis въ нижней стѣнкѣ задняго пузыря, тѣмъ не менѣе не гомологично съ раздѣленіемъ передняго мозговаго пузыря на передній и промежуточный мозгъ, такъ какъ въ послѣднемъ случаѣ съ раздѣленіемъ связано и раздѣленіе полости первичнаго передняго мозговаго пузыря на двѣ части (передній, или боковыя желудочки съ одной стороны и третій желудочекъ съ другой), тогда какъ въ первомъ такого раздѣленія не бываетъ.

Для того, чтобы уяснить себѣ отношеніе зачатка valvulae cerebelli къ pars comissurialis т. е. верхней стѣнки передней части задняго мозговаго пузыря къ ея нижней части, надо имѣть въ виду что пережимъ верхней стѣнки, составляющій зачатокъ valvula cerebelli, появляется какъ разъ противъ средней черепной перекладины, приподнимающей нижнюю утолщенную стѣнку задняго мозга кверху (фиг. 106 Mtb), 2) что, вслѣдствіе давленія средней черепной перекладины, передняя часть нижней утолщенной стѣнки задняго пузыря принимаетъ почти вертикальное положеніе и становится подъ угломъ къ задней части этой стѣнки (фиг. 109 P. c). Еще въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія эта передняя стѣнка отдѣляется отъ примыкающей къ ней стѣнки средняго мозговаго пузыря (фиг. 106 Tho) бороздкой. Такимъ образомъ передняя нижняя стѣнка представляетъ уже въ раннихъ стадіяхъ развитія мозга болѣе или менѣе обособленную часть мозга; впослѣдствіе обособленіе ея идетъ еще сильнѣе, такъ какъ между нею и заднею-горизонтальною стѣнкою образуется довольно глубо-

кій желобъ (фиг. 107, 108 и 109). Эта та вертикальная нижняя стѣнка задняго мозговаго пузыря и составляетъ зачатокъ pars comissurialis. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться что pars comissurialis представляетъ два симметрическія утолщенія боковыхъ и нижней стѣнокъ задняго пузыря граничащія на верху съ тонкой верхней его стѣнкой. На верху эти утолщенія соединяются съ основаніемъ valvula cerebelli, какъ это видно на нѣкоторыхъ продольныхъ разрѣзахъ, проходящихъ не чрезъ средину головы а нѣсколько сбоку (фиг. 108). Впослѣдствіе, у взрослыхъ стерлядей, это соединеніе ведетъ къ образованію комиссуръ между мозжечкомъ и продолговатымъ мозгомъ.

Valvula cerebelli представляетъ въ раннихъ стадіяхъ развитія углубленіе верхней стѣнки мозга, лежащее между заднимъ и среднимъ мозговыми пузырями и имѣющее поперечное направленіе. Уже въ первыхъ стадіяхъ развитія задняя пластинка (фиг. 106 Cerb.) его утолщается сравнительно съ переднею; это утолщеніе усиливается въ слѣдующія стадіи развитія и представляетъ зачатокъ собственно valvulae и мозжечка. Мозжечокъ развивается однако весьма поздно, и по этой причинѣ развитіе его не было много прослѣжено. Я замѣчу здѣсь только, что мозжечекъ у стерлядей состоитъ изъ двухъ половинъ, раздѣленныхъ другъ отъ друга продольною бороздкою. Каждая половина соединяется основною своею частью съ pars peduncularis соотвѣтствующей стороны. Такое строеніе мозжечка можетъ быть объяснено развитіемъ его и вытекаетъ изъ указаннаго сейчасъ соединенія pars comissurialis каждой стороны съ задней стѣнкой valvulae cerebelli.

Передняя стѣнка valvulae cerebelli утолщается очень мало; она соединяется верхнимъ своимъ краемъ съ заднимъ краемъ tectum mesencephali (фиг. 106 Crbg). Эти же отноше-

нія ея въ крышкѣ средняго мозга сохраняется и впослѣдствіи. Передняя стѣнка valvulae cerebelli превращается въ заднюю стѣнку средняго мозга, такъ какъ это описано у костистыхъ рыбъ *Стидою* (1).

Зачатокъ продолговатаго мозга т. е. задняя часть задняго мозговаго пузыря въ общихъ чертахъ похожа на спинной мозгъ и отличается отъ него тѣмъ что верхняя его стѣнка, крышка четвертаго желудочка, очень тонка, тогда какъ боковыя стѣнки являются весьма сильно утолщенными. Вслѣдствіе такого характера стѣнокъ продолговатаго мозга (фиг. 106—109, фиг. 118—121 Mob) полость его также имѣетъ характерную форму. Она состоитъ изъ двухъ соединенныхъ между собою каналовъ: верхняго расширеннаго и задняго съуженнаго. Расширенная верхняя часть полости прикрывается тонкою верхнею стѣнкою и valvula cerebelli, нижняя часть ограничивается утолщенными боковыми стѣнками. Такъ какъ утолщенныя боковыя стѣнки довольно рѣзко отграничиваются отъ крышки и близко подходятъ верхними своими краями къ верхней стѣнкѣ продолговатаго мозга, то полость четвертаго желудочка имѣетъ въ разрѣзѣ форму буквы Т, въ которой вертикальная палочка будетъ изображать вертикальную, горизонтальная—горизонтальную часть полости.

Въ заключеніе этого обзора главныхъ явленій развитія головнаго мозга я прибавлю нѣсколько словъ о *гистологическихъ измѣненіяхъ* его въ разсматриваемый періодъ (отъ вылупленія до 3-й недѣли пост-эмбріональнаго развитія). Изъ описанныхъ уже измѣненій разныхъ частей головнаго мозга ясно, что во всѣхъ головныхъ пузыряхъ верхняя и нижняя

(1) *Stieda*. Nervens. der Knochenfisch. (Zeits. f. wiss. Zool. Bd. XVIII стр. 28 Separatabdr.).

стѣнка развиваются различно: верхняя стѣнка тонка и, если въ нѣкоторыхъ частяхъ утолщается, то эти утолщенія сравнительно съ толщиною нижней и боковыхъ стѣнокъ очень незначительны. Въ связи съ этимъ форменнымъ различіемъ въ стѣнкахъ мозговыхъ пузырей, является и разница въ ихъ гистологическомъ строеніи. Въ верхней стѣнкѣ за исключеніемъ только промежуточнаго мозга не существуетъ бѣлаго вещества; вся стѣнка состоитъ изъ нервныхъ клѣтокъ. Напротивъ, въ нижней стѣнкѣ весьма рано объособляется периферическое бѣлое вещество отъ центральнаго сѣраго. Это объособленіе совершается одновременно съ таковымъ же въ спинномъ мозгу т. е. еще во время эмбріональнаго развитія. Все сказанное объ этомъ процессѣ въ описаніи развитія спиннаго мозга относится и къ головному. Разница между обоими мозгами заключается только въ группировкѣ клѣтокъ сѣраго вещества, которое въ различныхъ частяхъ мозга различно, но въ общемъ сохраняетъ тотъ же типъ какъ и въ спинномъ мозгу т. е. непосредственно окружаетъ полости мозга.

Если изслѣдованіе развитія важно для выясненія строенія головнаго мозга и взаимныхъ отношеній отдѣльныхъ его частей у различныхъ позвоночныхъ животныхъ, то оно особенно важно для мозга рыбъ, относительно котораго существуетъ такое множество самыхъ разнорѣчивыхъ мнѣній и толкованій. Различныя части мозга въ одномъ и томъ же порядкѣ рыбъ называются различными названіями, и гомологія ихъ съ частями мозга лучше изученныхъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ истолковывается далеко не одинаково. Я не считаю возможнымъ входить здѣсь въ подробный обзоръ чрезвычайно обширной литературы, касающейся этого

предмета и ограничусь только ссылкою на сочиненіе *Стиды* ([1]), въ которомъ находится полный обзоръ литературы и группировка мнѣній различныхъ наблюдателей. Изъ различныхъ мнѣній относительно значенія частей рыбьяго мозга, приведенныхъ *Стидою* и группированныхъ имъ въ 3 главныя группы, видно что главнымъ пунктомъ разногласія служитъ средній и промежуточный мозгъ (lobi optici и thalami optici, lobi ventriculi tertii). Одни считаютъ lobus opticus гомологомъ передней части четырехходмія высшихъ позвоночныхъ животныхъ, другіе видятъ въ немъ не только гомологъ четыреххолмія, но и гомологъ промежуточнаго мозга. *Стида*, опираясь на свои анатомическія изслѣдованія и на анатомо-эмбріологическія изслѣдованія *Тидеманна*, поддерживаетъ взглядъ Тидеманна, нѣсколько видоизмѣняя ее. Такъ какъ номенклатура *Стиды* совершенно согласуется съ эмбріологическими фактами и въ общихъ чертахъ та же самая, которую я употреблялъ при описаніи развитія мозга то я вкратцѣ приведу здѣсь главныя основанія его выводовъ. Передній отдѣлъ мозга (lobi anteriores) *Стида* считаетъ гомологами гемисферъ и corpora striata высшихъ позвоночныхъ; отдѣлъ, связывающій переднія части мозга съ lobi optici (Stieda) или съ corpora bigemina соотвѣтствуетъ thalami optici, lobi inferiores и trigonum fissum—tuber cinereum; tectum lobi optici—corpora bigemina pars peduncularis—pedunculi cerebri, ventriculus lobi optici—сильно расширенному aquaeductus Sylvii; valvula cerebelli—velum medullare superius; cerebellum и medulla oblongata соотвѣтствуютъ одноименнымъ частямъ мозга высшихъ позвоночныхъ. Съ этимъ мнѣніемъ въ общихъ чертахъ согла

([1]) *Stieda* loc. cit (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XVIII стр. 62—6

сенъ и *Фритчъ* (¹), одинъ изъ новѣйшихъ наблюдателей, изслѣдовавшихъ мозги рыбъ, хотя онъ принимаетъ за промежуточный мозгъ таже и часть средняго мозга. Совершенно иное мнѣніе было высказано лѣтъ десять тому назадъ *Миклухой-Маклаемъ* относительно мозга селахій (²) и поддерживается въ настоящее время отчасти *Гегенбауромъ* (³). Разница во взглядѣ *Миклухо* отъ приведеннаго сейчасъ взгляда заключается въ томъ, что этотъ наблюдатель считаетъ промежуточный мозгъ за соединительный мостикъ между гемисферами и зрительными буграми. Вслѣдствіе такого толкованія, по *Миклухѣ*, всѣ послѣдующія за этимъ мостикомъ части получаютъ совершенно иное значеніе чѣмъ по *Тюкманну*, *Стидѣ* и *Фритчу*; то что составляетъ corpora bigemina — Миклухо принимаетъ за зрительные бугры (thalami optici), мозжечекъ—за corpora bigemina, продолговатый мозгъ—за мозжечекъ и продолговатый мозгъ вмѣстѣ. Взглядъ *Миклухо* былъ подвергнутъ критикѣ со многихъ сторонъ и не нашелъ почти нигдѣ подтвержденія. Сначала *Стида* (⁴) доказалъ несостоятельность его, опираясь на свои изслѣдованія мозга костистыхъ рыбъ. Потомъ *Гексли* (⁵) тѣмъ же анатомическимъ путемъ и на основаніи эмбріологическихъ фактовъ пришелъ къ заключенію, что взглядъ Миклухо основывается на невѣрномъ истолкованіи эмбріологическихъ фактовъ. Наконецъ къ тому же заключенію

(¹) *Fritsch*. Bericht. über eine wissenschaftl. Exped. nach Klein-Asien. Berliner acad. Monahsberichts. 1875 стр. 514. Новое сочиненіе *Фритча* я получилъ только во время печатанія моей работы, поэтому не могу ссылаться на него.

(²) Beiträge zur. vergl. Neurologie der. Wirbelthiere.

(³) Grundriss der vergl. Anatomie 2-й Aufl. 1878 стр. 527 и 528.

(⁴) *Stieda*. Studien über das centrale Nervensystem der Wirbelthiere стр. 163—165 (Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XX).

(⁵) Proceed. of. Zoolog. Society 1876.

пришелъ и *Бальфуръ* (¹) на основаніи обстоятельныхъ эмбріологическихъ изслѣдованій надъ цѣлымъ рядомъ селахій.

Взглядъ *Гегенбаура* (loc. cit. стр. 527 и 528) согласуется съ взглядомъ *Миклухо-Маклая* на мозгъ селахій въ томъ, что *Гегенбауръ*, также какъ и Миклухо не принимаетъ части, лежащей между переднимъ и среднимъ мозгами, за промежуточный мозгъ. Впрочемъ въ послѣднемъ изданіи его Grundriss объ этой именно части мозга, также какъ и о среднемъ мозгѣ находятся довольно противорѣчивыя указанія, изъ которыхъ нельзя себѣ составить яснаго понятія о гомологіи мозга селахій съ мозгомъ другихъ рыбъ. Такъ въ одномъ мѣстѣ Гегенбауръ говоритъ, что „промежуточный мозгъ у селахій ясно отдѣленъ отъ средняго мозга" (стр. 529), а черезъ нѣсколько строчекъ о среднемъ мозгѣ онъ говоритъ: „что у селахій онъ (средній мозгъ) долженъ быть соединеннымъ съ промежуточнымъ мозгомъ".

Различіе въ названіяхъ, которыя даются частямъ мозга селахій различные наблюдатели, въ сущности было бы не особенно важно, если бы оно не указывало на отсутствіе критеріевъ для сравнительно-анатомической оцѣнки мозга различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Большая или меньшая произвольность въ названіи частей мозга и въ толкованіи ихъ гомологіи, нарушающая стройныя представленія о гомологіи мозга, составляетъ слѣдствіе этого отсутствія критеріевъ.

Развитіе головнаго мозга у различныхъ позвоночныхъ животныхъ характеризуется такими типическими и для всѣхъ представителей этого типа общими признаками, что сравнительно-анитомическіе выводы изъ эмбріологическихъ фактовъ

(¹) A Monograph of the develop. of Elasmober. Fisches стр. 182.

не должны были бы представлять особыхъ затрудненій. Еще со временъ *Бэра*, давшаго первое прекрасное описаніе развитія мозга, стало извѣстнымъ, что у позвоночныхъ зачатокъ головнаго мозга раздѣляется сначала на три, за тѣмъ на пять частей, которые извѣстны подъ именемъ мозговыхъ пузырей. Въ настоящее время мы знаемъ, что мозговыя пузыри являются у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ въ эмбріональномъ состояніи (исключая Amphioxus) и что они даютъ гомологичныя части мозга различныхъ животныхъ. Дефинитивное развитіе мозговыхъ пузырей у разныхъ классовъ позвоночныхъ представляетъ свои особенности, соотвѣтствующія особенностямъ анатомическаго строенія ихъ мозга; первыя же явленія развитія остаются общими для всѣхъ. Эти то общія примитивныя явленія и должны служить главнымъ исходнымъ пунктомъ сравненія и установленія гомологіи для мозговъ различныхъ порядковъ позвоночныхъ. Мы видѣли выше, что главною причиною разногласія въ толкованіи отдѣльныхъ частей мозга селахій служитъ промежуточный мозгъ и что обозначеніе послѣдующій частей мозга зависитъ оттого, какая именно часть мозга принимается за промежуточный мозгъ. Сравнивая развитіе мозга различныхъ позвоночныхъ другъ съ другомъ можно однако легко найти, помимо положенія промежуточнаго мозга, другія весьма характерныя признаки для этой части, которые, будучи общими для всѣхъ позвоночныхъ животныхъ, позволяютъ весьма легко оріентироваться относительно этой части мозга. Такимъ характернымъ признакомъ является glandula pinealis, которая существуетъ у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ и вездѣ появляется довольно рано; она лежитъ всегда въ задней части промежуточнаго мозга, почти на границѣ его съ среднимъ мозгомъ. Такими же характерными особенностями отличается и развитіе мозжечка. У всѣхъ позвоночныхъ жи-

вотныхъ та часть мозга, въ которой является впослѣдствіе мозжечокъ, обълозначается желобомъ, составляющимъ зачатокъ valvulae cerebelli или velum medullare superius. Установивши разъ эти два главныя пункта въ эмбріональномъ мозгу: glandula pinealis и valvula cerebelli, мы обълозначаемъ вмѣстѣ съ тѣмъ границы средняго мозга (corpora bi—или quadrigemina), а коль скоро найдены пограничныя пункты для промежуточнаго и средняго мозговъ и мозжечка, то положеніе передняго и задняго мозговъ уже опредѣляется само собою. Прилагая высказанныя сейчасъ соображенія относительно характерныхъ пунктовъ на верхней поверхности мозга къ мозгу селахій, мы легко можемъ опредѣлить какую именно часть мозга слѣдуетъ у нихъ называть промежуточнымъ и среднимъ мозгомъ. На основаніи эмбріологическихъ данныхъ, изложенныхъ подробно въ монографіи *Бальфура* (¹), мы несомнѣнно должны придти къ заключенію, противоположному взгляду *Миклухо* и согласному съ взглядомъ Бальфура.

При описаніи развитія мозга мы видѣли, 1) что нижняя поверхность мозга приподнимается вверхъ среднею черепною перекладиною и 2) что средняя черепная перекладина лежитъ тотчасъ же впереди конца chordae dorsalis Такъ какъ у стерлядей противъ средней черепной перекладины на верхней стѣнкѣ мозга лежитъ желобокъ составляющій зачатокъ valvula cerebelli, отдѣляющій заднiй мозгъ отъ средняго, то средняя черепная перекладина, а вмѣстѣ съ тѣмъ и переднiй конецъ хорды разграничиваютъ другъ отъ друга 2 части мозга: переднюю и заднюю. Первую я предложилъ назвать *превертебральною*, вторую *вертебральною*

(¹) Balfour loc. cit. стр. 174—184.

желая этимъ выразить соотвѣтствіе въ раздѣленіи мозга съ раздѣленіемъ черепа на таковыя же части. Превертебральная часть обнимаетъ собою передній, промежуточный и средній мозги, вертебральная - мозжечекъ и продолговатый мозгъ (Hinterhirn и Nachhirn, Metencephalon и Epeincephalon). Вслѣдствіе указаннаго сейчасъ положенія средней черепной перекладины и конца хорды, обѣ этѣ части черепа имѣютъ для морфологіи мозга чрезвычайно важное значеніе, соотвѣтствующее ихъ значенію для метамеріи черепа. Средняя черепная перекладина отдѣляетъ, какъ сказано было выше, переднюю стѣнку задняго мозга отъ infundibulum. Когда въ хрящевомъ зачаткѣ черепа начинаютъ образоваться trabeculae, то infundibulum помѣщается въ углубленіи, происходящемъ въ мѣстѣ соединенія trabeculae съ вертебральною частью черепа. Это углубленіе (fossa hypophyseos) составляетъ самую постоянную часть черепа; въ немъ помѣщается hypophisis cerebri у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ и оно составляетъ заднюю часть трабекулярнаго отдѣла черепа, отдѣленнаго отъ вертебральной средней черепной перекладиной (спинкой турецкаго сѣдла).

Указанныя сейчасъ отношенія головнаго мозга къ хордѣ характерны для всѣхъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ существуетъ черепъ и мозгъ, состоящій изъ нѣсколькихъ частей—деривватовъ мозговыхъ пузырей. Извѣстно, что изъ всѣхъ позвоночныхъ животныхъ одинъ только Amphioxus представляетъ въ этомъ случаѣ исключеніе, такъ какъ вмѣсто головнаго мозга у него находится полое расширеніе спинномозговой трубки, дающее отъ себя двѣ пары нервовъ, снабжающихъ нервными волокнами переднюю часть тѣла. Это расширеніе принимается обыкновенно за головной мозгъ и толкуется въ смыслѣ гомологіи съ мозгомъ остальныхъ позвоночныхъ животныхъ различно. Одни (Лейкартъ

и Пагенштехеръ) (¹) считаютъ его гомологомъ продолговатаго мозга, принимая, что полость его гомологична четвертому желудочку; другіе (Гексли) (²) за задній и средній мозгъ; третьи считаютъ его полость гомологичною всѣмъ тремъ первичнымъ мозговымъ пузырямъ вмѣстѣ, и наконецъ *Лангерганс*ъ (³) находитъ въ немъ bulbus и ventriculus olfactorius, что конечно предполагаетъ существованіе въ мозгу Amphioxus также гомологовъ и вторичныхъ переднихъ мозговыхъ пузырей, изъ которыхъ обыкновенно и берутъ начало обонятельные луковицы. Морфологическое значеніе мозга Amphioxus опредѣляется какъ его анатомическимъ строеніемъ и отношеніемъ къ хордѣ, такъ и развитіемъ, которое отлично изучено Ковалевскимъ (⁴). Изъ анатоміи Amphioxus извѣстно, что передній конецъ мозга лежитъ позади передняго конца chordae dorsalis, слѣдовательно занимаетъ положеніе исключительное въ ряду мозговъ остальныхъ позвоночныхъ животныхъ. Такое отношеніе мозга къ хордѣ развивается постепенно по мѣрѣ развитія животнаго. У молодыхъ зародышей (на 16 часу развитія) передній конецъ хорды лежитъ немного позади передняго конца мозговой трубки (см. Ковалевскій loc. cit. фиг. 21); но уже весьма скоро передній конецъ зародыша вмѣстѣ съ хордою выростаетъ, тогда какъ нервная трубка ростетъ гораздо медленнѣе и уже у 24 часовыхъ зародышей (см. Ковалевскій loc. cit. фиг. 23) передній конецъ хорды лежитъ впереди нервной трубки. Ре-

(¹) Müll. Arch. 1856 г. стр. 561.

(²) Proceed. Royal Soc. 1874 Dec. 17.

(³) Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus (Arch. f. micr. Anat Bd. XII 1875).

(⁴) Entwick. des Amph. lanceolatus въ Mem. de l'Acad. imp. des sciences de St. Petersbourg Tome XI № 4.

зультатомъ этихъ послѣднихъ измѣненій въ отношеніяхъ хорды къ нервной трубкѣ является такое положеніе нервной трубки, какое встрѣчается у взрослыхъ амфіоксовъ. Спрашивается: можемъ ли мы найти въ мозгу амфіокса части гомологичныя переднимъ частямъ мозга другихъ позвоночныхъ и ихъ полостямъ? Отвѣтъ на этотъ вопросъ можетъ быть только отрицательный. Изъ исторіи развитія амфіокса видно, что мозгъ его никогда не переходитъ границъ хорды, а слѣдовательно въ мозгу этой рыбы мы можемъ различать только вертебральныя, но не превертельныя части мозга. Слѣдовательно, мы не имѣемъ никакого повода искать въ немъ гомолога какихъ либо другихъ полостей, кромѣ полости четвертаго желудочка, которая у всѣхъ позвоночныхъ находится въ вертебральной части мозга.

Установленіе правильнаго взгляда на строеніе мозга амфіокса и главнымъ образомъ на его значеніе, сравнительно съ мозгами другихъ позвоночныхъ животныхъ, чрезвычайно важно для морфологіи мозга позвоночныхъ. Въ мозгу зародышей амфіокса мы встрѣчаемъ самую примитивную форму головнаго мозга, форму, которая является у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ во время эмбріональнаго развитія мозга. У всѣхъ (1) мозговая трубка въ раннія стадіи развитія оканчивается на одномъ уровнѣ съ концомъ хорды, и слѣдовательно у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ первоначально развивается вертебральная часть мозга. На этомъ основаніи мы въ правѣ считать вертебральную часть мозга за примитивную форму мозга, которая въ чистомъ своемъ видѣ встрѣчается только у амфіокса. Развитіе мозговъ всѣхъ

(1) Ср. рисунокъ Кальберла (Гегенбауръ Grundriss der vergl. Anatomie 2-te Auflage стр. 565 фиг. 304); Götte (Unke) фиг. 36, 37 и 38; Mihalkovics (Entwick. des Gehirnes).

остальныхъ позвоночныхъ животныхъ сводится главнымъ образомъ 1) къ образованію превертебральной части мозга черезъ удлиненіе вертебральной и 2) къ расчлененію превертебральной части, выражающемуся первоначально въ появленіи мозговыхъ пузырей, изъ которыхъ развиваются различныя части мозга. Развитіе этихъ отдѣльныхъ частей мозга обусловливаетъ собою различныя формы мозга у разныхъ позвоночныхъ животныхъ. Какъ извѣстно еще изъ изслѣдованій Бэра, въ общихъ чертахъ начало развитія у всѣхъ позвоночныхъ животныхъ совершенно одинаково, и только впослѣдствіи различныя части мозга позвоночныхъ по степени и по формѣ дифференцированія становятся различными. Выше были указаны мною пункты въ мозгу, которые позволяютъ намъ оріентироваться относительно гомологіи различныхъ частей мозга позвоночныхъ животныхъ. Тогда не было мною обращено вниманіе на передній мозгъ (lobi hemisphaerici), который представляетъ у рыбъ, какъ по своему анатомическому строенію, такъ и по развитію нѣкоторыя особенности сравнительно съ мозгомъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ. У млекопитающихъ животныхъ и у птицъ большая часть первоначальнаго передняго мозговаго пузыря идетъ на образованіе промежуточнаго мозга; передній же мозгъ образуется черезъ выростаніе первоначальнаго первичнаго мозга впередъ. Изъ вновь выросшей части образуется сначала одинарный пузырь который впослѣдствіе выростаетъ и даетъ два боковые мозговые пузыря, превращающіеся въ гемисферы. *Мигалковичъ* (1) различаетъ на этомъ основаніи первичный и вторичный передніе мозги и находитъ, что развитіе вторичнаго передняго мозга такъ разнится отъ развитія

---

(1) *Mihalkovics* Entwick. des Gehirnes etc. стр. 30.

остальныхъ мозговыхъ пузырей, что эту часть мозга нельзя считать гомологичною первичнымъ пузырямъ. Если это мнѣніе вѣрно, то тогда и передній мозгъ рыбъ (lobi hemisphaerici), который не образуется вслѣдствіе вторичнаго выростанія передняго мозговаго пузыря, а происходитъ вслѣдствіе превращенія послѣдняго въ lobi hemisphaerici, слѣдуетъ также считать негомологичнымъ переднему мозгу птицъ и млекопитающихъ. Такое заключеніе однако не справедливо. Отступленіе въ развитіи передняго мозга, представляемое птицами есть результатъ нѣкоторыхъ особенностей въ строеніи первичныхъ пузырей ихъ, особенностей, которыя не могутъ нарушить гомологію частей мозга, имѣющихъ такое сходство относительно топографическаго положенія, какъ передніе мозги различныхъ позвоночныхъ животныхъ. У птицъ чрезвычайно сильно развиваются глазные пузыри; на образованіе ихъ идетъ большая часть стѣнокъ первичнаго передняго мозговаго пузыря, такъ что за образованіемъ глазныхъ пузырей остается свободною только незначительная лобная часть первичнаго пузыря. Передній мозгъ, доведенный до минимальныхъ размѣровъ выростаетъ впереди и даетъ начало такъ называемому вторичному переднему мозгу. Образованіе послѣдняго сводится исключительно только на выростаніе первичнаго пузыря и о какихъ либо „новообразованіяхъ", какъ принимаетъ *Михалковичъ* (стр. 34 loc. cit.), не можетъ быть и рѣчи, какъ это показалъ уже *Кёлликеръ*. Доказательствомъ тому что образованіе вторичнаго пузыря происходитъ не какъ новообразованіе, а какъ выростаніе первичнаго пузыря, служитъ то, что границы этого пузыря становятся рѣзкими только послѣ полнѣйшаго его выпячиванія (Ausstülpung Mihalkovics loc. cit. стр. 30), но и тогда еще на днѣ его не существуетъ рѣзкой границы отъ промежуточнаго мозга и за

такую границу слѣдуетъ принять пластинку зрительныхъ нервовъ.

Если развитіе вторичнаго передняго мозга не есть новообразованіе, то разница въ развитіи lobi hemisphaerici рыбъ и передняго мозга у птицъ и млекопитающихъ заключается только въ томъ, что въ первомъ случаѣ происходитъ усиленный ростъ передняго мозга впередъ, во второмъ его нѣтъ. Изъ этой разницы не вытекаетъ однако заключеніе о негомологичности этихъ частей мозга высшихъ и низшихъ позвоночныхъ животныхъ.

Другая важная особенность въ развитіи передняго мозга птицъ и млекопитающихъ сравнительно съ развитіемъ его у рыбъ состоитъ въ томъ, что у первыхъ весьма рано на переднемъ мозгу, начинается выростаніе боковыхъ стѣнокъ вверхъ и назадъ, что ведетъ къ образованію гемисферъ. Передній мозгъ изъ одинарнаго органа переходитъ въ двойной. Сначала стѣнки гемисферныхъ пузырей тонки, впослѣдствіе же наружныя стѣнки ихъ утолщаются и изъ этихъ утолщеній развиваются corpora striata. У стерлядей, какъ и у прочихъ рыбъ, боковыя стѣнки не выростаютъ въ пузыри и гемисферныхъ пузырей въ той формѣ, въ которой они образуются у птицъ, не существуетъ, хотя процессъ развитія передняго мозга, образованіе lobi hemisphaerici характеризуется тѣми же явленіями какъ и у высшихъ позвоночныхъ животныхъ. Мы видѣли, что у стерлядей передній мозговой пузырь представляетъ сначала одинарный непарный органъ, что вполнѣ сходно съ первыми стадіями развитія его у птицъ. Во время образованія передняго мозга, боковыя (наружныя) стѣнки его утолщены сравнительно съ верхнею стѣнкою или крышкою. Это утолщеніе ростетъ по мѣрѣ развитія мозга и въ концѣ концовъ ведетъ къ тому что непарный мозговой пузырь становится

парнымъ. Вслѣдствіе того, что у рыбъ боковыя наружныя стѣнки непарнаго зачатка утолщаются, не расширяясь при этомъ предварительно въ гемисферные пузыри, полости, заключающіяся въ lobi hemisphaerici (боковыя желудочки), у рыбъ развиваются гораздо меньше, чѣмъ у птицъ и млекопитающихъ, у которыхъ происходитъ образованіе обширныхъ, тонкостѣнныхъ гемисферныхъ пузырей.

Сравнивая развитіе передняго мозга у птицъ и у рыбъ, мы видимъ, что существенными моментами въ томъ и другомъ случаѣ служитъ: 1) переходъ одинарнаго зачатка мозга въ парный органъ и 2) утолщеніе стѣнокъ передняго мозга, ведущее у птицъ къ образованію corpora striata; разница между этими процессами у птицъ сравнительно съ рыбами заключается въ томъ, что у птицъ стѣнки передняго мозговаго пузыря, передъ образованіемъ въ нихъ утолщенія, сильно выростаютъ. Это выростаніе объусловливаетъ собою переходъ непарнаго зачатка въ парныя гемисферы. У стерлядей, какъ и у прочихъ рыбъ этого выростанія не бываетъ. Нельзя конечно не признать, что такая разница въ развитія гемисферъ довольно существенна съ точки зрѣнія морфологіи мозга. Но если мы обратимъ вниманіе на сильное развитіе гемисферъ у птицъ и млекопитающихъ сравнительно съ развитіемъ ихъ у рыбъ въ взросломъ состояніи, то чрезвычайно быстрое выростаніе гемисферъ у птицъ быть можетъ и объяснится гораздо большимъ развитіемъ ихъ въ взросломъ состояніи, сравнительно съ lobi hemisphaerici рыбъ.

Во всякомъ случаѣ, съ одной стороны анатомическія факты указывающія на сходство lobi hemisphaerici рыбъ съ гемисферами высшихъ амніотовъ, съ другой стороны сходство въ главныхъ моментахъ развитія обоихъ этихъ органовъ если не окончательно рѣшаютъ вопросъ о гомологіи

lobi hemisphaerici съ hemisphaer'ами, то представляютъ весьма важныя данныя для рѣшенія этого вопроса въ утвердительномъ смыслѣ.

3. Развитіе спинныхъ корешковъ и корешковъ черепныхъ нервовъ.

Вопросъ о развитіи периферической нервной системы у позвоночныхъ животныхъ въ послѣдніе нѣсколько лѣтъ былъ подвергнутъ особенно тщательнымъ изслѣдованіямъ, результаты котораго прямо противорѣчатъ установившимся еще со времени *Бэра* и *Ремака* взглядамъ на развитіе этого органа. *Ремакъ* первый показалъ, что периферическія нервы развиваются не только независимо отъ нервной трубки, но образуются не изъ верхняго зародышеваго листа, какъ последняя, а изъ средняго листа; впослѣдствіи зачатки спинномозговыхъ и черепныхъ нервовъ соединяются съ центрами. Ремаковская теорія считалась до послѣдняго времени вѣрной и имѣла въ числѣ своихъ приверженцевъ большинство извѣстныхъ эмбріологовъ. Только въ 1875 году *Бальфуръ* (¹) въ своихъ прекрасныхъ изслѣдованіяхъ о развитіи спинныхъ нервовъ у эласмобранхій выступилъ противъ общепринятаго Ремаковскаго взгляда и показалъ, что какъ передніе такъ и задніе корешки спинномозговыхъ нервовъ развиваются какъ непосредственные отростки спинномозговой трубки. *Бальфуръ* открылъ собою рядъ изслѣдованій, показавшихъ, что способъ образованія нервныхъ корешковъ, описанный *Бальфуромъ* для эласмобранхій, вѣренъ также и для многихъ другихъ позвоночныхъ. За *Бальфуромъ* публиковалъ свои

(¹) *Balfour*. On the development of the spinal nerves in Elasmobranch fishes (Phil Trans. Vol. CLXVI; Studies from the physiolog. laboratory in the University of Cambridge Part. III).

изслѣдованія *Маршалль* (¹) надъ развитіемъ спинномозговыхъ нервовъ птицъ, подтвержденныя впослѣдствіи *Келликеромъ* (²) и подтверждающія результаты изслѣдованій *Бальфура*; еще до Бальфура, *Гензенъ* (³) описалъ такой же способъ развитія и для спинномозговыхъ нервовъ кролика. Такимъ образомъ въ настоящее время почти для всѣхъ классовъ позвоночныхъ животныхъ можно считать болѣе или менѣе доказаннымъ такъ называемое центробѣжное происхожденіе нервовъ. (Для амфибій такое происхожденіе нервовъ было показано *Маршаллемъ*).

Образованіе спинномозговыхъ нервовъ у эласмобранкій происходитъ по Бальфуру слѣдующимъ образомъ (⁴). Развитіе начинается тѣмъ, что вдоль верхней части спиннаго мозга образуется съ каждой стороны по непрерывному продольному выросту спиннаго мозга. Отъ этихъ выростовъ образуются отростки соотвѣтственно числу мускульныхъ пластинокъ, растущіе внизъ и составляющіе зачатки спинныхъ корешковъ. Послѣ образованія спинныхъ корешковъ, первоначальные продольные выросты теряютъ свою связь съ спиннымъ мозгомъ на большей части своего протяженія, а спинные корешки начинаютъ соединяться съ спиннымъ мозгомъ непосредственно и въ свою очередь остаются соединенными другъ съ другомъ остатками продольныхъ выростовъ. Передніе корешки образуются также какъ и задніе въ видѣ выроста отъ спиннаго мозга, но появляются съ самаго на-

---

(¹) *Milnes Marshall* On the early stages of development of the nerves in birds (Journ. of. Anat. and. Phys. Vol. XI и Stud. from the physiol. laborat. in the Univ. of Cambridge Part. III 1876).

(²) *Kölliker*. Entwickelungsgeschichte 2-te Auflage стр. 600—614.

(³) *Hensen* Entwichelungsgeschichte des Kaninchens und Meeresshw. Zeitschr. für Anatomie u. Entwickelungsg. Bd. I).

(⁴) Balfour loc cit. (Studies from the phys. labor. стр. 74.

чала въ видѣ отдѣльныхъ корешковъ. Сначала передніе и задніе корешки отдѣлены другъ отъ друга, но впослѣдствіи когда зачатокъ заднихъ корешковъ дифференцируется на корешокъ, ганглій и нервъ, они соединяются другъ съ другомъ.

Результаты изслѣдованій надъ птицами (Мильнесъ Маршалль) въ общихъ чертахъ совершенно тождественны съ результатами Бальфура, поэтому я не считаю нужнымъ приводить ихъ.

Важность упомянутыхъ мною сейчасъ работъ о развитіи периферической нервной системы побудила меня болѣе подробно изслѣдовать образованіе корешковъ спинномозговыхъ и черепныхъ нервовъ у стерляди. Я старался по возможности тщательно изслѣдовать цѣлый непрерывный рядъ поперечныхъ разрѣзовъ одной и той же рыбки, употребляя для окрашиванія и оплотненія разрѣзовъ $^1/_4$% растворъ осміевой кислоты; для большой ясности я клалъ оплотненные въ осміевой кислотѣ разрѣзы въ пикрокарминъ или гематоксилинъ. На препаратахъ, окрашенныхъ осміевой кислотой и гематоксилиномъ структура какъ соединительнотканныхъ, такъ и нервныхъ элементовъ чрезвычайно ясна, и очень удобно можетъ быть прослѣжено образованіе корешковъ.

Къ сожалѣнію, не смотря на всю заманчивость Бальфуровской теоріи, я долженъ былъ придти относительно стерляди къ совершенно противуположнымъ результатамъ. У стерлядей развитіе корешковъ спинномозговыхъ нервовъ, какъ по времени, такъ и по мѣсту и по способу образованія отличается отъ развитія ихъ у эласмобранхій и птицъ.

У стерлядей образованіе периферической нервной системы происходитъ, сравнительно съ эласмобранхіями и высшими позвоночными животными, весьма поздно. У вылупившейся стерляди нѣтъ еще и слѣдовъ спинномозговыхъ нер-

вовъ, и только на другой или на третій день пост-эмбріональнаго развитія являются первые зачатки ихъ. Соотвѣтственно такому позднему развитію, и топографическое положеніе спинномозговыхъ корешковъ, относительно окружающихъ ихъ тканей, иное, чѣмъ у упомянутыхъ выше животныхъ. У селахій и у птицъ, во время образованія выростовъ спинномозговой трубки, служащихъ зачатками спинномозговыхъ нервовъ, пластинки первичныхъ позвонковъ не доходятъ до вершины спинномозговой трубки, такъ что послѣдняя непосредственно соприкасается на спинной сторонѣ съ верхнимъ зародышевомъ листомъ (см. Бальфуръ loc. cit. фиг. В. I, II, III, фиг. Е и М; Milnes-Marshall loc. cit. фиг. 1, 2 и 3; Kölliker loc. cit. фиг. 378, 379). Въ большинствѣ случаевъ во время образованія спинныхъ корешковъ, скелетороднаго слоя и интерстиціальной ткани также несуществуетъ на спинной сторонѣ; они появляется только въ сравнительно поздней стадіи развитія нерва. У стерлядей напротивъ уже во время эмбріональнаго развитія, слѣдовательно до появленія зачатковъ периферической нервной системы, спинномозговая трубка со всѣхъ сторонъ окружена среднимъ зародышевымъ листомъ; надъ спиннымъ мозгомъ выростаетъ непарный эмбріональный плавникъ, въ который входитъ уже интерстиціальная соединительная ткань, какъ продолженіе скелетороднаго слоя, отдѣляющаго мускульныя пластинки отъ спиннаго мозга съ боковъ (фиг. 63 ч. I).

Разсмотримъ сначала развитіе спинномозговыхъ нервовъ, а потомъ перейдемъ къ черепнымъ. Первыя стадіи развитія *спинномозговыхъ корешковъ* можно видѣть на поперечныхъ разрѣзахъ двухдневныхъ стерлядокъ. Одинъ изъ такихъ поперечныхъ разрѣзовъ представленъ на фиг. 102 вмѣстѣ съ спиннымъ мозгомъ и прилегающими къ ней частями: хордою и скелетороднымъ слоемъ. Послѣдній состоитъ

изъ клѣтокъ, снабженныхъ отростками, и прозрачнаго межклѣтнаго вещества. Клѣтки соединяются другъ съ другомъ отростками и образуютъ ткань, окружающую со всѣхъ сторонъ зачатки спинномозговыхъ нервовъ (Gsp. фиг. 10?). Разрѣзъ прошелъ не черезъ оба зачатка нервовъ, такъ что на одной (лѣвой) сторонѣ рисунка видна только нижняя часть зачатка, на правой же видѣнъ разрѣзъ черезъ весь зачатокъ. Этотъ зачатокъ, представляющій, какъ легко можно заключить изъ рисунка, задній корешокъ нерва, состоитъ изъ группы клѣтокъ и имѣетъ веретенообразную форму. Въ верхней части онъ оканчивается заостреннымъ концомъ и прилегаетъ непосредственно къ боковой части спиннаго мозга, въ нижней части онъ также заостряется и переходитъ непосредственно въ скелетородный слой. Весь зачатокъ состоитъ изъ немногихъ клѣтокъ (въ разрѣзѣ ихъ можно насчитать не болѣе 10), имѣющихъ въ большинствѣ случаевъ веретенообразную форму и направленныхъ однимъ отросткомъ къ центральной нервной системѣ, другимъ къ скелетородному слою. Что касается строенія этихъ клѣтокъ, то протоплазма ихъ и ядро не представляетъ отличія отъ скелетороднаго слоя. Протоплазма красится хорошо гематоксилиномъ на оплотненныхъ въ осміевой кислотѣ препаратахъ, ядро окрашивается обыкновенно менѣе протоплазмы. Довольно существенное отличіе представляютъ однако клѣтки зачатка отъ скелетородныхъ относительно ядрышка. Во всѣхъ клѣткахъ зачатка находится по кругленькому блестящему ядрышку, чего въ клѣткахъ скелетороднаго слоя не замѣчается. По этому признаку можно всегда отличить клѣтки зачатка отъ окружающихъ ихъ скелетородныхъ клѣтокъ.

Изъ всѣхъ частей зачатка для насъ особенно важны верхній и нижній концы его, такъ какъ они указываютъ на отношенія его къ окружающимъ органамъ т. е. къ централь-

вой нервной системѣ и къ скелетородному слою. Верхній конецъ зачатка, подходя къ спинному мозгу, только соприкасается съ нимъ, но не находится въ непрерывномъ соединеніи съ его элементами. Такое непрерывное соединеніе à priori уже можетъ считаться довольно затруднительнымъ, на томъ основаніи, что въ періодъ образованія зачатковъ спинномозговыхъ нервовъ, периферическая часть спиннаго мозга состоитъ изъ довольно толстаго слоя мелковолокнистой нейрогліи, не имѣющей еще въ этой стадіи клѣтокъ, какъ это видно на фиг. 102. Клѣтки же спиннаго мозга—зачатокъ сѣраго вещества—скопляются въ центрѣ. Слѣдовательно, если соединеніе и существуетъ, то оно можетъ происходить только посредствомъ волоконецъ периферическаго слоя. Нижній конецъ зачатка нерва переходитъ въ скелетородный слой и непосредственно соединяется съ его клѣтками. На тонкихъ разрѣзахъ можно очень хорошо видѣть это соединеніе, которое происходитъ посредствомъ отростковъ клѣтокъ той и другой ткани.

Изъ этой картины, а главнымъ образомъ изъ сходства въ строеніи нервныхъ клѣтокъ и клѣтокъ скелетороднаго слоя (которыя отличаются другъ отъ друга только свойствами зернышекъ) и изъ непосредственнаго соединенія этихъ клѣтокъ между собою, вытекаетъ заключеніе, что задніе корешки спинномозговыхъ нервовъ образуются изъ скелетороднаго слоя. Такъ какъ это заключеніе идетъ въ разрѣзъ съ Бальфуровскою теоріею развитія периферической нервной системы и съ ученіемъ новѣйшихъ эмбріологовъ, то я считаю нужнымъ указать на нѣкоторыя обстоятельства, говорящія, помимо приведеннаго мною описанія, въ пользу мезодермальнаго происхожденія корешковъ спинномозговыхъ нервовъ. Выше уже было мною указано на различіе въ распредѣленіи скелетороднаго слоя у пластинобранхій и стерля-

дей во время образованія нервовъ, а также и на строеніе спиннаго мозга въ это время у стерлядей. У эласмобранхій и птицъ, во время образованія отростковъ, служащихъ зачатками заднихъ корешковъ нервовъ, не существуетъ еще и слѣда бѣлаго вещества, или периферическаго слоя спиннаго мозга. Покрайней мѣрѣ на всѣхъ рисункахъ *Бальфура*, *Маршалля* и *Келликера* спинной мозгъ состоитъ изъ тѣсно сближенныхъ клѣтокъ. У стерлядей такое состояніе спиннаго мозга существуетъ во время эмбріональнаго развитія и, если бы нервы стерлядей развивались по тому же типу какой описанъ для эласмобранхій и птицъ, то развитіе ихъ должно было бы происходить во время эмбріональнаго періода. Не смотря однако на многочисленныя изслѣдованія поперечныхъ разрѣзовъ изъ эмбріональныхъ стадій развитія мнѣ ни разу не удалось наблюдать ничего, что было бы похоже на первые зачатки корешковъ нервовъ. Во время же пост-эмбріональнаго развитія зачатки нервныхъ корешковъ находятся такъ далеко отъ нервныхъ клѣтокъ спиннаго мозга и такъ рѣзко отдѣлены отъ послѣднихъ неуроглическимъ слоемъ (зачаткомъ бѣлаго вещества мозга), что предположеніи о развитіи ихъ изъ клѣтокъ спиннаго мозга встрѣчаетъ довольно важныя затрудненія въ структурѣ спиннаго мозга. Далѣе, если бы мы предположили что описанная мною стадія развитія не представляетъ ранней стадіи развитія корешка, то разница въ способѣ прикрѣпленія зачатка спинномозговаго нерва къ спинному мозгу въ этой стадіи развитія и въ послѣдующія остается неразъясненною. На фиг. 102 зачатокъ нерва прилегаетъ къ спинному мозгу, и клѣтки, образующія его не соединяются съ клѣтками спиннаго мозга. Напротивъ на слѣдующихъ стадіяхъ развитія можно наблюдать довольно легко какъ въ массу бѣлаго вещества мозга входятъ со стороны нерва волоконца, которыя можно про-

слѣдить до клѣтокъ задняго рога. Всѣ эти факты служатъ по моему мнѣнію подтвержденіемъ высказаннаго мною заключенія о развитіи спинномозговыхъ нервовъ изъ скелеторoднаго слоя.

Дальнѣйшее развитіе задняго корешка нерва состоитъ въ постепенномъ объособленіи его отъ окружающей ткани. Зачатокъ его получаетъ болѣе опредѣленную, грушевидную форму, нѣсколько утолщается въ срединѣ и въ верхнемъ своемъ концѣ, которымъ онъ плотнѣе прилегаетъ къ боковой части спиннаго мозга (фиг. 103 Gsp). Гистологическое строеніе его въ этой и въ слѣдующей (фиг. 104 Gsp) стадіи развитія измѣняется весьма мало. Клѣтки представляютъ ту же веретенообразную форму и по прежнему отличаются указанными выше особенностями ядрышка. Въ то время когда образуются первые зачатки дугъ позвонковъ (на 3-й недѣли развитія), становятся замѣтными указанныя выше волоконца, соединяющія задній корешокъ нерва съ сѣрымъ веществомъ мозга. Онѣ перерѣзываютъ нѣсколько наискось бѣлое вещество (фиг. 104 Nf) и направляются къ верхней части сѣраго вещества. Дальнѣйшій ходъ ихъ въ сѣромъ веществѣ трудно опредѣлить, но начало, благодаря незначительному количеству клѣтокъ задняго корешка, на нѣкоторыхъ разрѣзахъ видно довольно хорошо безъ дальнѣйшей препарировки.

Развитіе переднихъ корешковъ нервовъ мнѣ не удалось прослѣдить. На тѣхъ стадіяхъ развитія, которыя я наблюдалъ, я ихъ не могъ найти и могу только сказать съ большею или меньшею достовѣрностью, что они развиваются позже заднихъ корешковъ, какъ это описано и у другихъ позвоночныхъ животныхъ.

Корешки спинномозговыхъ нервовъ образуются у стерляди независимо другъ отъ друга и не связаны между собою продольнымъ выростомъ, какъ это описано Бальфуромъ для эласмобранхій. Мѣсто образованія ихъ вдоль спиннаго мозга весьма опредѣленно по отношенію къ мускульнымъ пластинкамъ. На продольныхъ горизонтальныхъ разрѣзахъ (фиг. 111) можно замѣтить что каждая пара спинномозговыхъ корешковъ располагается между мускульными пластинками т. е. соотвѣтствуетъ по своему положенію интермускулярнымъ перегородкамъ. Такимъ образомъ, соотвѣтственно каждой мускульной пластинкѣ, представляющей собою первоначальную метамеру тѣла стерляди, въ осевой части тѣла рыбки отграничиваются спинномозговыми корешками осевые метамеры, которыя впослѣдствіи являются въ формѣ отдѣльныхъ позвонковъ. Въ періодъ образованія спинномозговыхъ корешковъ еще не существуетъ скелета, слѣдовательно скелетородный слой, или осевая часть тѣла, не расчлененъ на отдѣльныя позвонки, служащіе главнымъ образомъ представителями метамеръ туловищной части тѣла; тѣмъ не менѣе первые слѣды этого расчлененія, съ появленіемъ нервовъ появляются, и границами будущихъ центральныхъ или вторичныхъ метамеръ служатъ корешки спинно мозговыхъ нервовъ. Въ главѣ о развитіи скелета это морфологическое значеніе спинномозговыхъ нервовъ будетъ обсуждено подробнѣе по отношенію къ метамеріи черепа.

Развитіе черепныхъ нервовъ представляетъ большое сходство съ развитіемъ ихъ у эласмобранхій, какъ относительно порядка появленія такъ и по способу образованія. По Бальфуру у селахій первые двѣ пары черепныхъ нервовъ (5-я и 7-я (+ 8 я)) появляются еще тогда когда зародышъ имѣетъ всего двѣ пары жаберныхъ дугъ; у стерляди онѣ становятся видимыми почти одновременно (нѣсколько раньше) съ

спинномозговыми нервами, т. е. во время пост-эмбріональнаго періода развитія, когда уже существуетъ 4 пары жаберныхъ дугъ.

Корешки первыхъ двухъ паръ черепныхъ нервовъ: 5-й (n. trigeminus) и 7-й+8-й (n. acustico-facialis) становятся замѣтными въ первые дни пост-эмбріональнаго развитія. Что касается n. vagus, то я съ достовѣрностью немогу сказать: появляется ли онъ одновременно съ тройничнымъ и лицнымъ (и слуховымъ) нервомъ, или нѣтъ. На горизонтальныхъ и вертикальныхъ разрѣзахъ изъ первыхъ стадій развитія, на которыхъ являются два указанные передніе нерва, я не могъ найти корешковъ n. vagi.

Оба нерва, также какъ и впослѣдствіи корешки n. vagi, появляются на спинной сторонѣ, и я вполнѣ могу подтвердить на стерляди заключеніе *Бальфура*, что всѣ черепные нервы развиваются только изъ спинныхъ корешковъ, брюшные же не появляются вовсе.

На горизонтальныхъ и вертикальныхъ продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 121 и фиг. 132) зачатки черепныхъ нервовъ являются въ видѣ комковъ клѣтокъ, лежащихъ въ головныхъ пластинкахъ. При окраскѣ гематоксилиномъ и осміевой кислотой зачатки нервовъ окрашиваются сильнѣе, чѣмъ окружающая ихъ ткань головныхъ пластинокъ. Гистологическое строеніе зачатковъ черепныхъ нервовъ вполнѣ тождественно съ строеніемъ спинномозговыхъ, поэтому я не буду останавливаться на этомъ предметѣ, а перейду къ описанію каждой изъ указанныхъ выше паръ зачатковъ.

Тройничный нервъ (фиг. 121 и 122 V) является съ боковъ передней части продолговатаго мозга въ видѣ треугольной группы клѣтокъ, направленной заостренныхъ концомъ къ продолговатому мозгу, основаніемъ же къ брюшной сторонѣ тѣла зародыша. Онъ лежитъ въ слѣдующихъ ста-

діяхъ развитія противъ передняго конца musculus protractor hyomandibularis (фиг. 124 V) и, какъ показываетъ рядъ горизонтальныхъ разрѣзовъ, направляется на своемъ ходу впередъ (срав. фиг. 124 и 125 V). По всей вѣроятности ростъ его зачатка впередъ объусловливаетъ образованіе верхней челюстной вѣтви его. На разрѣзахъ рыбокъ изъ третьей недѣли пост-эмбріональнаго развитія эта вѣтвь (ramus. maxillaris n. trigemini) видна очень хорошо (фиг. 136 Rms). Она состоитъ изъ тонкихъ волоконецъ и можетъ быть прослѣжена на разрѣзахъ вплоть до корешка n. trigemini, который и въ этой стадіи развитія является въ видѣ гангліознаго утолщенія (Ganglion Gasseri). Остальныя вѣтви n. trigemini на разрѣзахъ не видны, поэтому о происхожденіи и ходѣ ихъ я не могу сообщить ничего.

N. acusticus и *n. facialis* (фиг. 121, 124, 125, 132, 133, 134 VII и VIII) являются и у стерлядей, какъ и у эласмобранхій (по *Бальфуру*) въ видѣ одного общаго зачатка. Этотъ общій зачатокъ появляется недалеко и сзади n. trigemini и по своему положенію соотвѣтствуетъ второй висцеральной дугѣ. Уже при появленіи зачатка обоихъ нервовъ, въ немъ можно различать корешокъ какъ n. facialis, такъ и n. acusticus. Въ этомъ отношеніи развитіе этихъ нервовъ вполнѣ похоже на развитіе ихъ у эласмобранхій. Корешки обоихъ нервовъ связаны между собою верхушками и расходятся къ брюшной сторонѣ въ двѣ противуположныя стороны (фиг. 132 VII и VIII). N. facialis направляется къ наружной сторонѣ головы и впередъ, такъ что на извѣстномъ уровнѣ онъ сходится съ n. trigeminus (фиг. 126 V, VII). N. acusticus направляется назадъ къ органу слуха. Онъ подходитъ къ послѣднему съ нижней (брюшной) стороны и разсыпается на волоконца, о которыхъ будетъ сказано при развитіи органа слуха.

Первые зачатки *n. vagi* я замѣтилъ только у рыбокъ изъ второй недѣли пост-эмбріональнаго развитія. Относительно способа происхожденія n. vagus я могу подтвердить для стерляди результаты изслѣдованій Бальфура надъ эласмобранхіями. У стерлядей, какъ и послѣднихъ, n. vagus образуется въ видѣ нѣсколькихъ паръ совершенно отдѣльныхъ зачатковъ, соединяющихся только впослѣдствіи въ одинъ общій корешокъ. На горизонтальныхъ и вертикальныхъ продольныхъ разрѣзахъ изъ различныхъ стадій развитія я могъ насчитать три парныхъ группы клѣтокъ, по положенію своему вполнѣ соотвѣтствующихъ тремъ первымъ парамъ жаберныхъ дугъ, т. е. третьей, четвертой и пятой парѣ глоточныхъ дугъ. Большаго количества зачатковъ я не видѣлъ; по всей вѣроятности задніе образуются впослѣдствіи. Во время второй недѣли развитія корешки vagus малы, но они выростаютъ къ третьей недѣли (срав. фиг. 133 и 135 X). Форма зачатковъ n. vagi въ общихъ чертахъ похожа на форму другихъ нервовъ, и можетъ быть названа веретенообразною съ двумя заостренными концами, изъ которыхъ одинъ направляется къ центральной нервной системѣ, другой идетъ въ жабру. Передній зачатокъ n. vagi превращается вѣроятно въ n. glossopharyngeus.

Кромѣ этихъ трехъ паръ зачатковъ n. vagi, на нѣкоторыхъ продольныхъ разрѣзахъ я замѣчалъ еще зачатокъ нерва сходный и по формѣ и по строенію съ остальными нервами, но значеніе котораго осталось для меня не совсѣмъ яснымъ. Это именно ганглiозное утолщеніе идущее сверху корешковъ n. vagi и имѣющее не поперечное, а продольное направленіе (фиг. 133 и 134). На рисункахъ этотъ нервный зачатокъ обозначенъ какъ вѣтвь n. vagi. Судя по положенію и направленію этого корешка назадъ, я склоненъ думать что онъ составляетъ зачатокъ части ramus lateralis n. vagi, хотя

мнѣ не удалось прослѣдить переходъ его въ боковую линію. Поэтому я покуда воздерживаюсь отъ какихъ либо предположеній на счетъ значенія этого очевидно нервнаго зачатка и, только вслѣдствіе его положенія, обозначаю его какъ вѣтвь n. vagi.

ГЛАВА IX.

РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ ЧУВСТВЪ.

1. РАЗВИТІЕ ГЛАЗА.

Общія измѣненія первичныхъ глазныхъ пузырей: образованіе линзы и переходъ первичныхъ пузырей во вторичные, были описаны въ первой части (стр. 173—175), такъ какъ онѣ происходятъ во время эмбріональнаго развитія зародыша. Поэтому мы остановимся здѣсь только на дефинитивномъ развитіи отдѣльныхъ частей глаза.

Глаза у стерлядей развиваются медленно. У только что вылупившейся личинки глаза до такой степени мало развиты, что они даже у живыхъ индивидуумъ не видны снаружи, не смотря однако на то что въ задней стѣнкѣ вторичнаго глазнаго пузыря отлагается уже незначительное количество пигмента. Черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія, глаза становятся видимыми въ видѣ пигментныхъ пятенъ, благодаря увеличенію пигментнаго содержанія въ stratum pigmentosum retinae (задней стѣнкѣ пузыря), а къ концу 2-й недѣли можно уже снаружи различить линзу и щель вторичнаго пузыря. Во время третьей недѣли, когда образуется chorioidea, очертаніе различныхъ частей глазъ становится совершенно явственнымъ.

Слѣдуя порядку появленія различныхъ частей глаза, мы начнемъ описаніе съ дериватовъ первичнаго глазнаго пузыря т. е. съ ретины и stratum pigmentosum, и затѣмъ перейдемъ къ развитію линзы, которая принадлежитъ также къ числу первыхъ по времени частей глаза.

Развитіе ретины.

Прежде чѣмъ приступить къ изложенію собственныхъ наблюденій относительно развитія ретины, я считаю нелишнимъ описать гистологическое строеніе дефинитивной ретины, которое во многихъ отношеніяхъ является довольно своеобразнымъ, и насколько мнѣ извѣстно, до сихъ поръ не изслѣдовано. Знакомство съ строеніемъ ретины и съ расположеніемъ ея слоевъ можетъ быть намъ очень полезнымъ при изслѣдованіи дифференцированія слоевъ эмбріональной ретины состоянія.

Наружную часть ретины составляетъ палочковый слой (фиг. 166 S'), въ которомъ я нашелъ одинъ только родъ окончаній, имѣющихъ въ конечныхъ члeникахъ своихъ видъ палочекъ. Палочковый слой ограничивается снизу довольно рѣзко выступающей тонкой оболочкой, которую я считаю за membrana limitans externa, несмотря на то что она представляетъ у стерляди отношенія къ зрительнымъ клѣткамъ, нѣсколько отличныя, чѣмъ у другихъ животныхъ. Это различіе заключается въ томъ, что у стерлядей зерна зрительныхъ клѣтокъ (Kernstücke der Sehzellen W. Müller) помѣщаются сзади membr. limitans, а не спереди отъ нея, какъ у другихъ животныхъ. Каждая отдѣльная клѣтка палочковаго слоя, помѣщающаяся за membrana limitans externa состоитъ изъ трехъ частей: 1) наружнаго членика палочки (фиг. 166 a) 2) внутренняго членика, за-

ключающаго внутри себя жирную каплю (i, fk) и 3) ядернаго отдѣла, заключающаго внутри ядро и соотвѣтствующаго Kernstück W. Müller'a. Послѣдніе два отдѣла палочковаго слоя, въ каждомъ членикѣ этого слоя, непосредственно переходятъ другъ въ друга и могутъ быть отличены только по строенію. Внутренній членикъ состоитъ изъ блестящей однородной массы, похожей на вещество наружнаго членика; ядерный отдѣлъ состоитъ изъ зернистой протоплазмы. При болѣе внимательномъ наблюденіи препарата всегда можно отличить границу между обѣими этими частями.

За палочковымъ слоемъ внутрь, слѣдуетъ тонкій слой, ограниченный съ обѣихъ сторонъ тонкими оболочками: съ наружной membr. limitans externa, съ внутренней—оболочкой которую мы можемъ назвать слоемъ прикрѣпленій зрительныхъ клѣтокъ. Этотъ слой (фиг. 166 S") состоитъ изъ трехъугольныхъ протоплазмическихъ образованій, обращенныхъ расширенною своею частью къ палочковому слою съуженною же прикрѣпляющихся къ слою прикрѣпленія зрительныхъ клѣтокъ (Nervenansätze W. Müller). Я называю элементы, составляющія этотъ слой, протоплазмическими образованіями на томъ основаніи, что въ нихъ я не находилъ ядеръ, слѣдовательно не могу ихъ назвать клѣтками. Возлѣ нихъ, на слоѣ прикрѣпленія иногда попадаются ядра, окруженныя протоплазмой, но онѣ по окраскѣ должны быть отнесены къ другимъ образованіямъ, вѣроятно къ фулькральнымъ. Протоплазмическія образованія не сидятъ въ видѣ непрерывнаго слоя, но образуютъ группы, съуженныя къ внутренней части ретины и расширенныя къ membr. limitans. Расположеніе этихъ группъ совершенно соотвѣтствуетъ группированію слоя волоконецъ въ слѣдующемъ слоѣ.

Слѣдующій слой (фиг. 166 Rf) состоитъ изъ трояκаго рода образованій, отличныхъ другъ отъ друга какъ по формѣ, такъ вѣроятно и по значенію. Внутреннюю часть этого слоя составляютъ громадныя клѣтки съ мелкозернистымъ ядромъ, безъ оболочки и съ прозрачными свѣтлыми ядрами, снабженными круглыми блестящими ядрышками (фиг. 166 tf). Эти клѣтки располагаются въ два ряда параллельно поверхности ретины (на рисункѣ нарисованъ одинъ только рядъ, такъ какъ другой выпалъ). Границъ между этими клѣтками я не могъ замѣтить и поэтому полагаю, что клѣтки сливаются вмѣстѣ. На тонкихъ разрѣзахъ можно замѣтить, что въ каждомъ промежуткѣ между группами протоплазмическихъ образованій прежняго слоя и соотвѣтственныхъ имъ волоконецъ располагается по одной клѣткѣ, т. е. лежитъ одно ядро. Эти клѣтки соотвѣтствуютъ по своему положенію тангенціальнымъ клѣткамъ фулькры (W. Müller). Перпендикулярно къ нимъ, поперекъ ретины идутъ тонкія волонца, составляющія вторую составную часть ретины. Эти волокна распредѣлены въ группы, которыя по своему положенію совершенно соотвѣтствуютъ упомянутымъ выше протоплазмическимъ образованіямъ. Онѣ прикрѣпляются однимъ концомъ къ слою прикрѣпленія зрительныхъ клѣтокъ (Na), другимъ, какъ кажется, проходятъ черезъ слѣдующій слой, составляющій невроспонгій. Вокругъ передняго конца группы волоконецъ располагается группа клѣтокъ, снабженныхъ ядрами и имѣющихъ мелкозернистую протоплазму (фиг. 166 Krf). Пикрокарминъ окрашиваетъ эти клѣтки сильнѣе, чѣмъ другіе элементы ретины. Клѣтки имѣютъ грушевидную форму и направлены удлиненной своей частью къ группѣ волоконецъ, которую онѣ окружаютъ. Основною расширенною частью онѣ лежатъ на невроспонгіѣ.

Слѣдующій слой ретины составляетъ невроспонгій, имѣющій довольно значительную толщину и состоящій изъ тончайшихъ волоконецъ, сплетенныхъ между собою на подобіе войлока. Волоконца проходятъ въ различныхъ направленіяхъ, различнымъ образомъ изгибаются, переплетаются, но при извѣстномъ увеличеніи (сист. 7 Hartn) всегда могутъ быть отличимы другъ отъ друга. Въ этой войлокообразной массѣ заключены ядра овальныя, прозрачныя и снабженныя ядрышками. Черезъ толщу невроспонгія, въ поперечномъ направленіи, проходятъ изъ предыдущаго слоя радіальныя волоконца, которыя легко могутъ быть отличимы отъ войлочной массы, такъ какъ онѣ гораздо толще волоконецъ невроспонгія. Эти волокна выходятъ за границу невроспонгія, и на поперечныхъ разрѣзахъ всегда можно весьма ясно видѣть свободные концы ихъ, которые торчатъ группами за внутренней границею ретины.

Сравнивая оригинальную структуру ретины стерляди съ ретиною другихъ животныхъ, мы находимъ, что наиболѣе сходныя структурныя отношенія къ ней представляетъ ретина циклостомъ и ближе всего ретина морской миноги (Lampetra marinus), какъ она описана въ превосходномъ сочиненіи В. Мюллера ([1]). Стерляди представляютъ однако нѣкоторыя весьма существенныя особенности. Первая изъ этихъ особенностей состоитъ въ расположеніи ядерныхъ отдѣловъ зрительныхъ клѣтокъ внѣ membr. limitans externa. Такого положенія этихъ отдѣловъ мы не находимъ ни у одного животнаго, но находимъ однако отношенія весьма близкія къ тому, что представляетъ стерлядь. Такъ у Salamandra maculata ядерныя отдѣлы лежатъ какъ разъ на

([1]) W. Müller. Über die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbelthiere (Beitr. z. Anat. u. Phys. als Festgabe Carl Ludwig. etc.).

уровнѣ membr. limitans, такъ что одна половина ядра лежитъ на внутренней, другая на наружной части этой оболочки. У Petromyzon Planeri нѣкоторые изъ ядерныхъ отдѣловъ выступаютъ далеко за границу membr. limitans (ср. W. Müller loc. cit. Taf. XIV Fig 1—Salamandra maculata; Fig 2—Rana esculenta; Taf. XIII Fig 4—Petromyzon Planeri) Если мы представимъ себѣ что ядерный отдѣлъ невного выдвинулся кнаружи сравнительно съ тѣмъ, что мы находимъ у Salamandra и у лягушки,—мы получимъ то, что видимъ у стерляди. Слѣдовательно въ этомъ отношеніи стерлядь представляетъ количественныя, но не качественныя отличія, и мы можемъ палочковый слой стерляди считать гомологичнымъ палочковому слою другихъ животныхъ. Слѣдующій за нимъ слой (фиг. 166 S″) состоитъ изъ протоплазмическихъ образованій неимѣющихъ ядеръ. Если мы обратимся за сравненіемъ къ ретинѣ другихъ животныхъ, то увидимъ, что отсутствіе ядеръ легко объясняется тѣмъ, что эти протоплазмическія образованія суть части зрительныхъ клѣтокъ, ядра которыхъ расположены въ палочковомъ слоѣ. По сравненію съ ретиною саламандры, лягушки, морской миноги и проч., эти протоплазмическія образованія суть ничто иное, какъ ножки зрительныхъ клѣтокъ, прикрѣпляющихся, также какъ и послѣднія, къ слою прикрѣпленія. Слѣдовательно два внѣшніе слоя ретины (фиг. 166 S′ и S″) составляютъ вмѣстѣ слой зрительныхъ клѣтокъ, который у стерлядей разгораживается пограничной оболочкой ниже ядерныхъ отдѣловъ, а не на уровнѣ ихъ (какъ у саламандры, лягушки) и не выше ихъ (какъ у остальныхъ животныхъ).

Опредѣливши значеніе двухъ внѣшнихъ слоевъ ретины, намъ нетрудно будетъ опредѣлить значеніе остальныхъ. Слой большихъ клѣтокъ заложенныхъ между поперечными волок-

вами (фиг. 166 tf) составляетъ слой тангенціальныхъ клѣтокъ фульбры. Поперечныя волокна (фиг. 166 rf) суть радіальныя волокна. Что касается клѣтокъ, лежащихъ у центральныхъ концовъ радіальныхъ волоконъ (фиг. 166 Krf), то по всей вѣроятности онѣ соотвѣтствуютъ клѣткамъ ганглія ретины (Ganglion retinae W. Müller), хотя у стерлядей онѣ занимаютъ нѣсколько иное положеніе, чѣмъ у остальныхъ позвоночныхъ животныхъ, гдѣ онѣ располагаются на срединѣ радіальныхъ волоконъ. Вопросъ о гомологіи neurospongium съ соотвѣтственными слоями рѣшается легко. Этотъ слой представляетъ ту же структуру и тоже отношеніе къ радіальнымъ волокнамъ, какъ и neurospongium у другихъ животныхъ, но въ немъ у стерлядей помѣщаются клѣтки, у другихъ позвоночныхъ ихъ не существуетъ, за исключеніемъ Petromyzon, у котораго гангліозныя клѣтки оптическаго нерва заключены въ невроспонгіѣ (Ganglion nervi optici W. Müller). У стерлядей я не видѣлъ отдѣльнаго слоя соотвѣтствующаго gangl. nervi optici и мнѣ кажется довольно вѣроятнымъ, что у стерлядей роль ихъ играютъ упомянутыя клѣтки, вплетенныя въ войлочную ткань невроспонгія; онѣ составляютъ, какъ и у Petromyzon, гангліозныя клѣтки оптическаго нерва. Вѣроятно и слой оптическихъ нервовъ у стерлядей также находится въ слоѣ невроспонгія. На моихъ препаратахъ я его не могъ различить, поэтому оставляю этотъ вопросъ открытымъ.

Познакомившись съ строеніемъ ретины взрослыхъ стерлядей мы можемъ перейти къ развитію.

Мы видѣли, что уже во время эмбріональнаго развитія ...ѣтно утолщеніе передней стѣнки вторичнаго глазнаго ...дставляющее зачатокъ ретины (фиг. 70); тамъ ...ножаются и располагаются въ два слоя такъ, ...ширенными своими концами обращены въ на-

ружной и внутренней поверхности ретины, заостренными — внутрь ретины. Такое же расположеніе клѣтокъ въ ретинѣ замѣчается и у вылупившейся стерляди (фиг. 141 R). Весь зачатокъ ретины состоитъ изъ совершенно одинаковыхъ клѣтокъ, нѣсколько болѣе удлиненныхъ, чѣмъ у зародышей и располагающихся въ средней части вторичнаго пузыря въ два слоя, по краямъ же его въ одинъ слой. На краяхъ вторичнаго пузыря, при переходѣ внутренней стѣнки пузыря въ наружную, клѣтки, расположенныя въ одинъ слой, становятся все мельче и мельче и наконецъ принимаютъ форму клѣтокъ плоскаго эпителія, который образуетъ заднюю стѣнку вторичнаго пузыря (зачатокъ Stratum pigmentosum; Stpr фиг. 141).

Первые признаки дифференцированія зачатка ретины выступаютъ въ стадіи, промежуточной между А и В, когда хоріоидеа обозначается только нѣсколькими пигментными клѣтками (фиг. 142 R). На продольныхъ разрѣзахъ изъ этой стадіи развитія, какъ и изъ стадіи В (фиг. 143), внутри зачатка ретины становится замѣтнымъ довольно тонкій слой губчатаго вещества, который раздѣляетъ ретину по всей толщѣ на задній (наружный) и передній (внутренній) слои. Губчатое тонко-волокнистое вещество составляетъ зачатокъ невроспонгія и лежитъ ближе къ передней поверхности ретины. Невроспонгій отдѣляетъ впереди себя только одинъ слой клѣтокъ, который, какъ мнѣ кажется, составляетъ зачатокъ клѣтокъ, гомологичныхъ клѣткамъ оптическаго нерва, заключеннымъ у взрослой стерляди въ массѣ невроспонгія. Остальные слои зачатка ретины состоятъ по прежнему изъ овальныхъ клѣтокъ, расположенныхъ перпендикулярно къ поверхности ретины. Передняя поверхность ретины одѣта тонкой безструктурной оболочкой, составляющей membrana limitans interna. Въ существованіи этой оболочки можно

убѣдиться въ еще болѣе раннихъ стадіяхъ развитія на препаратахъ, на которыхъ она вслѣдствіе мацераціи отстаетъ отъ клѣтокъ. На фиг. 141 эта оболочка (Vf) лежитъ по срединѣ между хрусталикомъ и ретиной и, только по краямъ вторичнаго глазнаго пузыря, прилегаетъ непосредственно къ ретинѣ. Отъ нея отходятъ тонкія безструктурныя нити къ ретинѣ и хрусталику, которыя проходятъ въ промежутки между клѣтками ретины и хрусталика. Такъ какъ подобное строеніе видно только на нѣкоторыхъ препаратахъ, то оно конечно составляетъ искуственный продуктъ, происшедшій вѣроятно вслѣдствіе указанной выше причины. Волоконца, идущія отъ membrana limitans къ ретинѣ и хрусталику, такъ правильно расположены относительно клѣтокъ этихъ двухъ частей глаза, что по всей вѣроятности онѣ составляютъ дѣйствительныя перегородки между клѣтками, выдвинутыя наружу вмѣстѣ съ membrana limitans, вслѣдствіе отслоенія послѣдней отъ ретины. Membrana limitans вмѣстѣ съ волоконцами представляетъ остовъ, въ которомъ лежатъ клѣтки ретины.

Дифференцированіе слоевъ ретины дѣлаетъ значительный прогрессъ въ стадіи С. На разрѣзахъ этой стадіи развитія (фиг. 144), въ зачаткѣ ретины можно различить уже не три слоя, какъ въ предыдущей, а пять, въ которыхъ, по ихъ положенію, можно уже узнать зачатки различныхъ, описанныхъ выше, дефинитивныхъ слоевъ ретины. Край зачатка ретины объособляется довольно рѣзко отъ средней части ея и отличается отъ послѣдней какъ толщиной, такъ и гистологическимъ строеніемъ. Въ краевой части ретины (фиг. 144 Pcilr) находятся два слоя овальныхъ клѣтокъ, лежащихъ какъ и прежде перпендикулярно къ поверхности ретины и переходящихъ непосредственно въ stratum pigmentosum (фиг. 144 Stpr). Эта часть ретины представляетъ теперь несомнѣнный зачатокъ pars ciliaris retinae. Слои, изъ

которыхъ состоитъ средняя часть ретины, имѣютъ слѣдующее строеніе. Съ двумя передними слоями мы познакомились уже въ предыдущей стадіи развитія и обьозначили ихъ какъ зачатокъ слоя оптическаго нерва и невроспонгія. Передній изъ этихъ слоевъ состоитъ на разрѣзѣ не изъ одного слоя клѣтокъ, какъ прежде, а изъ двухъ (фиг. 144, [1]). Я не могъ рѣшить, происходятъ ли эти два слоя черезъ размноженіе клѣтокъ прежняго одинарнаго слоя? Въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія на мѣстѣ этого слоя является опять одинъ только слой клѣтокъ. Поэтому я не могъ рѣшить: существуютъ ли въ описываемой стадіи развитія дѣйствительно два слоя клѣтокъ, или же двуслойность происходитъ вслѣдствіе неполной правильности разрѣза и захватыванія смежнаго ряда клѣтокъ. Невроспонгій (фиг. 144, [2]) въ этой стадіи развитія значительно утолщенъ; структура его не представляетъ однако никакихъ существенныхъ измѣненій. Кзади отъ него слѣдуетъ слой (фиг. 144, [3]), клѣтокъ, расположенныхъ перпендикулярно къ периферіи, имѣющихъ различную величину и образующихъ отъ трехъ до четырехъ рядовъ. Къ краямъ ретины этотъ слой становится тоньше. Строеніе описываемаго слоя до такой степени отличается отъ дефинитивныхъ слоевъ ретины, что о значеніи его можно судить только по его положенію. Кзади его лежитъ слой клѣтокъ, представляющій зачатокъ тангенціальной фулькры, впереди невроспонгій; соображаясь съ этимъ положеніемъ, слѣдуетъ полагать, что этотъ слой клѣтокъ (фиг. 144, [3]) представляетъ зачатокъ гангліозныхъ клѣтокъ ретины и по всей вѣроятности служитъ также для образованія радіальныхъ волоконъ. Послѣднія появляются очень поздно. У трехнедѣльныхъ стерлядей ихъ еще нельзя различать. Четвертый слой ретины (фиг. 144, [4]) состоитъ изъ клѣтокъ, которыя по своему положенію отли-

чаются отъ остальныхъ клѣтокъ ретины тѣмъ, что лежатъ не перпендикулярно къ поверхности ретины, а параллельно къ ней. Уже одно положеніе клѣтокъ этого слоя заставляетъ предполагать въ нихъ зачатокъ слоя тангенціальныхъ клѣтокъ фулькры, которыя, какъ мы видѣли, и у взрослыхъ стерлядей имѣютъ такое же положеніе. Клѣтки этого слоя нѣсколько раздвинуты, такъ что между ними остаются довольно значительные промежутки; онѣ расположены въ два слоя; мѣстами, въ центрѣ ретины, можно однако замѣтить три слоя. Наружный слой ретины состоитъ изъ клѣтокъ расположенныхъ перпендикулярно къ поверхности ретины. На фиг. 144 нарисованъ одинъ только слой этихъ клѣтокъ, какъ онъ кажется при слабомъ увеличеніи; въ дѣйствительности слоевъ больше, въ чемъ можно убѣдиться при сильныхъ увеличеніяхъ. Этотъ слой составляетъ зачатокъ зрительныхъ клѣтокъ. Въ описываемой стадіи развитія на немъ находятся уже палочки, но на препаратахъ, окрашенныхъ только гематоксилиномъ, палочки не видны. Для изслѣдованія ихъ въ раннихъ стадіяхъ развитія требуется обработка осміевой кислотой.

Образованіе палочковаго слоя ретины происходитъ сравнительно довольно рано, а именно въ стадіи промежуточной между B и C. Разрѣзъ изъ этой стадіи развитія представленъ на фиг. 145; онъ проходитъ черезъ средину ретинальнаго зачатка и сдѣланъ изъ препарата, уплотненнаго въ осміевой кислотѣ и окрашеннаго гематоксилиномъ. Бѣглый взглядъ на рисунокъ показываетъ уже, что образованіе палочекъ на всемъ пространствѣ ретины идетъ неодновременно. На незначительной части ретины нарисованный на фиг. 144 мы имѣемъ различныя стадіи развитія палочекъ и можемъ убѣдиться, что образованіе этихъ концевыхъ аппаратовъ начинается въ центрѣ ретины и распространяется

отсюда къ краямъ ея. Въ описываемой теперь стадіи развитія зачатки палочекъ существуютъ на весьма незначительномъ районѣ ретины. Граница ихъ далека еще отъ pars ciliaris retinae. Раннія стадіи развитія палочекъ, расположенныя на краю района палочковаго слоя, представляютъ чрезвычайно маленькіе бугорки, лежащія сверхъ клѣтокъ эпителіальнаго слоя и отличающіяся отъ послѣднихъ по своему строенію. Каждый бугорокъ состоитъ изъ прозрачнаго вещества, окрашивающагося гематоксилиномъ также какъ и протоплазма, но болѣе блестящаго, чѣмъ послѣдняя, вслѣдствіе болѣе сильнаго преломленія свѣта. На рисункѣ представлено восемь бугурковъ изъ этой стадіи; они лежатъ въ краевой части палочковаго района. Каждый бугорокъ отдѣляется отъ лежащей подъ нимъ клѣтки эпителіальнаго слоя довольно явственно линіей, которая составляетъ такимъ образомъ границу эпителіальнаго слоя. Описанная стадія развитія палочекъ представляетъ самую раннюю стадію развитія ихъ, которую мнѣ пришлось наблюдать. Районъ палочковаго слоя въ этой стадіи ограничивается довольно рѣзко, и за границею его, по направленію къ краю ретины клѣтки эпителіальнаго слоя представляютъ ровную, не бугорчатую поверхность.

Для уясненія себѣ способа образованія палочекъ на описанной стадіи развитія весьма важно расположеніе каждаго зачатка палочки соотвѣтственно клѣткѣ эпителіальнаго слоя. Соотношеніе клѣтокъ съ палочками указываетъ на то, что послѣднія образуются какъ отростки отъ первыхъ, т. е. такимъ же образомъ какъ это было описано *Бабухинымъ* (¹),

---

(¹) Würzburg nat. Verhandlungen. Bd. IV 1863.

Шенкомъ (¹) для различныхъ животныхъ. Нѣсколько въ противорѣчіи съ этимъ заключеніемъ находится раннее отдѣленіе молодыхъ зачатковъ палочекъ отъ эпителіальнаго слоя посредствомъ limitans externa; быть можетъ оно находитъ свое объясненіе въ томъ, что та стадія развитія, которая сейчасъ описана не представляетъ еще самой ранней стадіи и что при появленіи бугорковъ, составляющихъ зачатки палочекъ, послѣдніе сначала не отдѣлены отъ клѣтокъ. Во всякомъ случаѣ соотвѣтствіе въ положеніи палочекъ и эпителіальныхъ клѣтокъ представляетъ весьма вѣскій аргументъ въ пользу генетической связи между палочками и эпителіемъ.

Слѣдующую стадію развитія палочекъ представляютъ на фиг. 145 четыре палочки, лежащія между описанными бугорками и большими шестью бугорками, лежащими на препаратѣ ниже. Эта стадія развитія отличается отъ предыдущей: 1) бо́льшей величиной самаго бугорка и 2) появленіемъ внутри бугорка вакуолъ, которыя въ дальнѣйшей стадіи развитія выростаютъ; онѣ представляютъ по всей вѣроятности жирныя капли палочекъ. Хотя мнѣ не удалось видѣть эту стадію развитія ретины на живыхъ стерлядяхъ, такъ что я не могу сказать достовѣрно, что вакуолы суть дѣйствительнаго жирныя капли, но въ пользу этого говоритъ 1) то что эти капли появляются какъ въ слѣдующей стадіи развитія, такъ и въ готовой ретинѣ, на тѣхъ же самыхъ мѣстахъ какъ и здѣсь и 2) то что онѣ имѣютъ тотъ же самый видъ при обработкѣ осміевой кислотой и гематоксилиномъ, какъ и на нашемъ препаратѣ. Раннее появленіе жирныхъ капель въ палочкахъ не представляетъ ничего особен-

(¹) Sitzungsber. der Wiener Academie 1867.

ваго, такъ какъ и у птицъ эти капли являются также очень рано (на 18-й день развитія, Максъ Шульце loc. cit. стр. 1032). Жирныя капли сравнительно съ палочками очень велики въ этой стадіи развитія, такъ что онѣ окружены только тонкимъ слоемъ основнаго вещества палочки.

Дальнѣйшее развитіе палочекъ заключается въ ихъ выростаніи. Центральныя палочки, въ палочковомъ районѣ (нижнія краевыя на рисункѣ), представляютъ бугорки нѣсколько съуженные на концѣ, но закругленные и неимѣющіе еще конической формы. Въ срединѣ каждой палочки заключается нѣсколько увеличенная жирная капля, и вещество палочекъ становится болѣе прозрачнымъ.

Остальные слои ретины въ стадіи B—C, нарисованные на фигурѣ 144, представляютъ слѣдующее строеніе. Слой тангенціальныхъ клѣтокъ фулькры состоитъ изъ большихъ и изъ маленькихъ клѣтокъ, расположенныхъ продольными осями параллельно поверхности ретины. Гангліозный слой ретины состоитъ изъ нѣсколькихъ слоевъ клѣтокъ, расположенныхъ осями перпендикулярно къ поверхности ретины. Гангліозный слой оптическаго нерва и здѣсь является въ видѣ двухъ слоевъ клѣтокъ (фиг. 145, [1]).

Въ стадіи D (фиг. 146), на всей поверхности ретины находится вполнѣ развитый палочковый слой. Онъ является непрерывнымъ уже на нѣкоторыхъ промежуточныхъ стадіяхъ (между стад. C и D). Форма палочекъ въ этихъ стадіяхъ болѣе заостренная, коническая, чѣмъ въ предыдущей стадіи развитія. Въ стадіи D палочковый слой состоитъ изъ конусовъ, заостренныхъ на свободномъ концѣ и заключающихъ въ основной своей части жировыя капли. Кромѣ конусовъ я никакихъ другихъ образованій не видѣлъ какъ въ этой стадіи развитія, такъ и въ дефинитивно-развитой ретинѣ. Такъ какъ у взрослыхъ стерлядей концевой аппаратъ

ретины состоитъ не изъ конусовъ, а изъ палочекъ, то надо полагать, что въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія происходитъ развитіе палочекъ изъ конусовъ. По всей вѣроятности превращеніе конусовъ въ палочки происходитъ вслѣдствіе развитія наружныхъ члениковъ концеваго аппарата, которые у трехнедѣльныхъ стерлядей очень мало развиты. Остальные слои ретины мало отличаются отъ предыдущей стадіи развитія (стадіи С). Въ ретинѣ еще не существуетъ ни развитой фулькры, ни радіальныхъ волоконъ. Тангенціальныя клѣтки фулькры существуютъ въ прежнемъ положеніи. Наиболѣе развитъ невроспонгій, который дифференцируется раньше другихъ слоевъ и развитіе котораго вообще проще, чѣмъ другихъ слоевъ. На внутренней границѣ невроспонгія лежитъ слой клѣтокъ—ганглiозный слой извѣстный уже въ прежнихъ стадій развитія. Клѣтки гангліознаго слоя принимаютъ въ описываемой стадіи развитія грушевидную форму; онѣ вытягиваются въ отростокъ, направленный наружу и входящій внутрь невроспонгія. Этотъ отростокъ можно прослѣдить довольно далеко, но мнѣ никогда не удавалось видѣть выходъ его изъ невроспонгія и соединеніе съ другими элементами ретины. Хотя я не имѣю положительныхъ данныхъ относительно дальнѣйшей судьбы этихъ отростковъ, однако основываясь на радіальномъ положеніи ихъ, думаю, что эти отростки развиваются впослѣдствіи въ радіальныя волокна ретины.

Развитіе наружной пластинки вторичнаго глазнаго пузыря, дающей начало *пигментному слою ретины* (stratum pigmentosum retinae) чрезвычайно просто. У только что вылупившейся стерлядки эта пластинка (фиг. 141 Stpr) состоитъ изъ квадратныхъ клѣтокъ, на внутренней сторонѣ которыхъ уже появляется небольшое количество пигмента. Пигментъ отлагается въ видѣ тонкаго слоя сначала въ переднихъ

частяхъ клѣтокъ наружной стѣнки пузыря и затѣмъ мало по малу распространяется и на заднія. По мѣрѣ роста глаза, количество пигмента увеличивается, а вмѣстѣ съ тѣмъ и сплющиваются клѣтки пигментнаго слоя. Къ концу третьей недѣли развитія всѣ клѣтки проникаются пигментомъ и образуютъ тонкій темный слой прилегающій къ наружной поверхности ретины. У трехнедѣльной стерляди я не видѣлъ отростковъ отъ клѣтокъ пигментнаго слоя ретины; эти отростки существуютъ однако у взрослой стерляди.

Исторія развитія ретины до настоящаго времени изслѣдована такъ мало, что еще довольно трудно изъ имѣющагося въ литературѣ, матеріала дѣлать сравненія и выводить общіе выводы. Поэтому я ограничусь здѣсь только указаніемъ на главныя результаты прежнихъ изслѣдованій и обращу главное вниманіе на аналогичные факты изъ развитія ретины миногъ, какъ, ближе всего стоящихъ къ стерлядямъ, позвоночныхъ животныхъ.

Изъ всѣхъ изслѣдованій по исторія развитія ретины у позвоночныхъ самое обстоятельное безспорно принадлежитъ *Вильгельму Мюллеру* и относится къ развитію ретины миноги (1). Этотъ наблюдатель прослѣдивъ шагъ за шагомъ процессъ дифференцированія всѣхъ слоевъ ретины и далъ наиболѣе подробное и точное описаніе развитія этого сложнаго органа, тогда какъ работы прежнихъ ученыхъ главнымъ образомъ останавливаются только на нѣкоторыхъ слояхъ и по преимуществу касаются развитія палочковаго слоя,

---

(1) *With. Müller.* Über die Stammesentwickel. des Sehorgans der Wirbelthiere.

радіальныхъ волоконъ, ганглiознаго слоя и слоя оптическаго нерва. Для насъ изслѣдованія *В. Мюллера* имѣютъ двойной интересъ, такъ какъ онѣ относятся къ позвоночнымъ, ближе всего стоящимъ къ стерляди. По изслѣдованіямъ В. Мюллера, ретина въ ранней стадіи развитія состоитъ изъ многослойнаго цилиндрическаго эпителія съ limitans externa; у личинокъ 40 Mm. длины, среди цилиндрическихъ клѣтокъ появляется слой круглыхъ клѣтокъ, который дѣлитъ зачатокъ ретины на два слоя: наружный и внутренній. Этотъ слой круглыхъ клѣтокъ составляетъ зачатокъ слоя тангенціальныхъ клѣтокъ фулькры, а слои, имъ отдѣляемые, составляютъ зачатки: наружный—эпителіальнаго слоя, а внутренній—слоя радіальныхъ волоконъ, спонгiобластовъ, невроспонгія, ганглія оптическаго нерва и проч. Не вдаваясь въ подробности дальнѣйшаго дифференцированія всѣхъ этихъ слоевъ, я упомяну только о томъ, что раньше прочихъ элементовъ объособляются радіальныя волокна. Невроспонгій образуется впослѣдствіи, послѣ объособленія спонгiобластовъ.

Процессъ дифференцированія ретины у миногъ представляетъ нѣкоторыя особенности сравнительно съ тѣмъ, что мы знаемъ относительно развитія слоевъ ретины изъ изслѣдованій *Бабухина* (¹), *Келликера* (²), *Гетте* (³), *Лёве* (⁴), *Вюрцбурга* (⁵), *Шенка* (⁶) и др. Большинство изслѣдователей, исключая *Лёве* и *Вюрцбурга* сходятся въ своихъ результатахъ съ результатами *Бабухина*, по которымъ въ за-

---

(1) Würzb. naturw. Zeitschr. V. 1864.
(2) Entwickelungsgesch. des Mensch. u. der höh. Thiere 2 Aufl.
(3) Entwickel. der Unke.
(4) Arch. für microsc. Anatomie Bd. XV.
(5) Zur Entwick. des Saügethierauges Wiesbaden. Dies.
(6) Sitzungsber. der Wien. Akad. Bd. V. Abth. 2.

чаткѣ ретины сначала образуются мюллеровскія волокна, затѣмъ слой гангліозныхъ клѣтокъ, дающихъ отростки, изъ которыхъ образуется волокнистый слой. Остающіяся, за обьособленіемъ этого слоя, клѣтки зачатка ретины даютъ начало остальнымъ слоямъ ретины. По *Лёве*, весьма рано въ зачаткѣ ретины дифференцируется зачатокъ палочковаго слоя.

Сравнивая развитіе ретины у миноги (по В. Мюллеру) съ развитіемъ ея у стерлядей, мы находимъ сходство въ раннемъ обьособленіи зачатка для тангенціальныхъ клѣтокъ фулькры, который, какъ тамъ, такъ и у стерляди, является въ видѣ слоя клѣтокъ, лежащаго параллельно поверхности зачатка ретины. Стерляди представляютъ однако отличіе относительно развитія спонгіальнаго слоя, который у нихъ обьособляется чрезвычайно рано: тогда еще, когда остальные слои не дифференцированы. Этотъ слой образуется у стерляди вѣроятно на счетъ клѣточныхъ слоевъ, лежащихъ во внутренней части ретинальнаго зачатка, и происходитъ безъ обьособленія особыхъ клѣтокъ, подобныхъ тѣмъ, которыя В. Мюллеръ называетъ спонгіобластами.

Образованіе полочковаго слоя происходитъ у стерлядей такъ точно, какъ и у другихъ животныхъ, изслѣдованныхъ *Бабухинымъ*, *Шенкомъ*, *Максомъ Шульце*, *В. Мюллеромъ*, т. е. вслѣдствіе образованія выступовъ отъ наружныхъ клѣтокъ ретинальнаго зачатка. Составляютъ ли эти выступы кутикулярныя образованія, или образуются какъ протоплазмическіе отростки, клѣтокъ? Я болѣе склоненъ въ пользу протоплазмической натуры ихъ. Въ раннихъ стадіяхъ, бугорки, служащіе зачатками палочекъ, окрашиваются также, какъ и протоплазма клѣтокъ, лежащихъ тотчасъ подъ ними, и только въ болѣе позднія стадіи развитія представляютъ другое отношеніе къ красящимъ веществамъ. Наблюдая рядъ стадій развитія палочекъ, можно прослѣдить

какъ постепенно измѣняется структура этихъ образованій, сначала весьма сходныхъ съ протоплазмою клѣтокъ.

Развитіе хрусталика.

Отшнуровываніе хрусталика отъ основнаго слоя эктодерма происходитъ у стерлядей еще во время эмбріональнаго развитія, и у вылупившейся стерляди хрусталикъ представляетъ пузырь съ довольно толстыми стѣнками, состоящими изъ цилиндрическаго эпителія (фиг. 141 L). Передняя и задняя стѣнки пузыря представляютъ совершенно одинаковую толщину и одинаковое расположеніе клѣтокъ. У стерлядей разница между этими двумя частями хрусталиковаго зачатка, дающаго начало двумъ различнымъ частямъ хрусталика, выражается сравнительно позднѣе, чѣмъ у другихъ животныхъ (птицъ, амфибій, рептилій и млекопитающихъ см. Kessler Entwick. des Auges стр. 7—20).

Дальнѣйшее развитіе хрусталика не представляетъ у стерлядей никакихъ выдающихся особенностей сравнительно съ, хорошо обслѣдованнымъ, развитіемъ этого органа у другихъ позвоночныхъ животныхъ. Уже въ стадіи B (фиг. 142 L), задняя стѣнка хрусталиковаго пузыря весьма сильно утолщается и вдается внутрь полости его въ видѣ бугра, значительно уменьшающаго размѣры полости. Съ образованіемъ этого утолщенія, въ зачаткѣ хрусталика можно различить двѣ части: неутолщенную переднюю стѣнку, которая составляетъ зачатокъ эпителія хрусталика, и утолщенную заднюю, составляющую тѣло хрусталика, зачатокъ волоконъ его. Утолщеніе задней стѣнки состоитъ изъ удлиненныхъ клѣтокъ, выклиниваюшихся другъ съ другомъ, представляющихъ почти всегда треугольную форму, съуженную на одномъ концѣ и расширенную на другомъ и снабжен-

выхъ ядрами, окрашивающимися очень хорошо гематоксилиномъ. Расположеніе этихъ клѣтокъ относительно оси хрусталика не представляетъ такой правильности какая замѣчается въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія. Часть клѣтокъ обращена заостренными концами внутрь, другая часть наружу. Эпителій хрусталика состоитъ изъ довольно маленькихъ клѣтокъ, болѣе плоскихъ, чѣмъ въ предыдущей стадіи развитія.

Въ нѣсколько болѣе поздней стадіи развитія (фиг. 143 LF), утолщеніе задней стѣнки выростаетъ настолько, что занимаетъ уже почти всю полость прежняго хрусталиковаго пузыря. Отъ этой полости остается только тонкая щель, лежащая между утолщеніемъ и эпителіемъ хрусталика. При этомъ прогрессивномъ ростѣ, тѣло хрусталика расширяется на своемъ свободномъ концѣ и принимаетъ грушевидную форму. Вслѣдствіе этого, почти вся поверхность хрусталика въ этой стадіи развитія покрыта эпителіемъ; непокрытою остается только незначительная часть задней стѣнки его. Расположеніе клѣтокъ, будущихъ волоконъ хрусталика, представляетъ нѣкоторыя важныя измѣненія. На поперечныхъ разрѣзахъ, посрединѣ хрусталика можно замѣтить продольную линію, идущую какъ разъ по оси хрусталика и происходящую вслѣдствіе спайки клѣтокъ въ этомъ мѣстѣ расширенными концами. Отъ этой оси клѣтки хрусталика идутъ въ обѣ стороны по направленію къ периферіи. Въ задней части хрусталика находятся самыя большія клѣтки, по мѣрѣ же приближенія къ передней, онѣ становятся все меньше, и на переднемъ полюсѣ располагаются маленькія клѣтки. Окрашивая хрусталикъ гематоксилиномъ, можно убѣдиться, что протоплазма клѣтокъ его также измѣняется: внутренняя часть ея, лежащая вокругъ ядра, мелкозерниста и хорошо окрашивается гематоксилиномъ; периферическая

же становится болѣе блестящей, хуже окрашивается гематоксилиномъ и утрачиваетъ зернистость.

Въ слѣдующей стадіи развитія (фиг. 144 LF) это измѣненіе волоконъ хрусталика еще болѣе увеличивается. На поперечныхъ разрѣзахъ вся внутренняя и задняя часть хрусталика состоитъ изъ блестящаго, совершенно прозрачнаго, однороднаго и сильно преломляющаго свѣтъ вещества, которое составляетъ уже главную составную часть волоконъ хрусталика. Мелкозернистая протоплазма является въ очень незначительномъ количествѣ вокругъ ядеръ, а въ нѣкоторыхъ волокнахъ она совсѣмъ незамѣтна. Хрусталикъ при этомъ увеличивается. Расположеніе волоконъ его остается тоже, какъ и въ предыдущей стадіи развитія. Волокна сходятся къ центру задней поверхности и отсюда направляются къ периферіи, образуя на поперечныхъ разрѣзахъ мѣстами своихъ спаекъ линію, которая идетъ по оси хрусталика. Полость прежняго хрусталиковаго пузыря совершенно исчезаетъ: тѣло хрусталика непосредственно прилегаетъ къ эпителію.

Эпителій (фиг. 143, 144 LE), по мѣрѣ роста хрусталика, постепенно сплющивается и у трехнедѣльныхъ стерлядей представляетъ тонкую однослойную оболочку, покрывающую почти всю поверхность хруслаллика. Въ этой стадіи также какъ и въ предыдущей, незначительная часть задней поверхности хрусталика остается непокрытою эпителіемъ.

Развитіе стекловиднаго тѣла.

До послѣдняго времени всѣ эмбріологи принимали, что стекловидное тѣло образуется у позвоночныхъ животныхъ изъ головныхъ пластинокъ, врастающихъ внутрь полости вторичнаго глазнаго пузыря, черезъ глазную щель. Этотъ

взглядъ былъ высказанъ впервые *Шёлеромъ* (¹) еще въ 1848 году, и, согласно ему, стекловидное тѣло разсматривается и въ настоящее время какъ одинъ изъ видовъ соединительной ткани. Къ числу приверженцевъ Шёлера и въ настоящее время относятся большинство эмбріологовъ, между которыми находятся такіе авторитеты, какъ *Келликеръ* (²). Въ 1871 году *Кеслеръ* (³) выступилъ съ новымъ, совершенно противуположнымъ взглядомъ, который онъ развилъ позднѣе болѣе подробное (⁴). *Кесслеръ* отрицаетъ врастаніе головныхъ пластинокъ въ полость вторичнаго глазнаго пузыря, для образованія стекловиднаго тѣла, и принимаетъ, что стекловидное тѣло происходитъ, какъ транссудатъ изъ сосудовъ, входящихъ черезъ глазную щель. Клѣтки, находящіяся въ стекловидномъ тѣлѣ, происходятъ, по *Кесслеру,* изъ кровяныхъ шариковъ, вышедшихъ изъ стѣнокъ сосуда и видоизмѣненныхъ въ однородномъ основномъ веществѣ стекловиднаго тѣла. Слѣдовательно, въ образованіи стекловиднаго тѣла, по Кесслеру, принимаетъ участіе главнымъ образомъ кровь, какъ своею плазмою, такъ и форменными элементами, а отсюда слѣдуетъ выводъ, что стекловидное тѣло не можетъ быть разсматриваемо какъ видъ соединительной ткани, такъ какъ имѣетъ происхожденіе совершенно отличное отъ послѣдней.

Зародыши стерляди и амфибій представляютъ весьма удобные объекты для изслѣдованія развитія стекловиднаго тѣла, потому что у нихъ кровяные шарики во время эмбріональнаго развитія довольно рѣзко отличаются отъ осталь-

---

(¹) *Schoeler.* De oculi evolutione in embryonibus gallinaceis Diss. Dorpat. 1848.

(²) Entwickelungsgeschichte des Mensch. etc. стр. 641—648.

(³) Untersuch. über die Entw. des Auges am Hünchen und Triton.

(⁴) Zur Entw. des Auges. der Wirbelthiere 1877.

ныхъ клѣтокъ зародыша. Протоплазма кровяныхъ тѣлецъ у этихъ животныхъ наполнена желточными шариками, которые уже при малыхъ увеличеніяхъ придаютъ кровянымъ шарикамъ блестящій оттѣнокъ, отличающій ихъ отъ клѣтокъ головныхъ пластинокъ. Слѣдовательно, если мнѣніе *Кесслера* относительно выхода кровяныхъ шариковъ изъ сосуда вѣрно, то въ стекловидномъ тѣлѣ стерляди мы должны встрѣтить различнаго рода клѣтки, представляющія различныя стадіи превращенія кровяныхъ тѣлецъ въ клѣтки стекловиднаго тѣла, и эти измѣненія должны быть очевиднѣе, чѣмъ у другихъ животныхъ, въ виду указанной сейчасъ особенности кровяныхъ тѣлецъ этого животнаго. Я долженъ замѣтить, что, хотя относительно происхожденія основнаго вещества стекловиднаго тѣла я вполнѣ могу согласиться съ мнѣніемъ *Кесслера*, я не могу этого сдѣлать относительно происхожденія клѣтокъ стекловиднаго тѣла.

Развитіе стекловиднаго тѣла начинается у стерляди еще во время эмбріональнаго періода и совпадаетъ, по времени, съ образованіемъ хрусталлика. Во время отдѣленія хрусталлика отъ верхняго зародышеваго листа, между хрусталликомъ и стѣнкою вторичнаго глазнаго пузыря находится уже свѣтлая однородная масса, ограниченная, какъ со спинной, такъ и съ брюшной стороны глазнаго пузыря головными пластинками (фиг. 70 и 71). Эта однородная масса во время пост-эмбріональнаго періода увеличивается въ объемѣ и занимаетъ полость вторичнаго пузыря. Она составляетъ зачатокъ основной массы стекловиднаго тѣла (фиг. 141, 142, 143, 144 Cv). На продольныхъ разрѣзахъ можно легко замѣтить, что клѣтки головныхъ пластинокъ доходятъ какъ разъ до краевъ чашкообразнаго вторичнаго пузыря и не заходятъ въ полость послѣдняго. Стекловидное тѣло въ первыя стадіи развитія совершенно не имѣетъ клѣтокъ.

Въ ранней стадіи пост-эмбріональнаго развитія въ глазной щели появляется сосудистая петля, которая по всей вѣроятности образуется гораздо раньше, хотя не имѣетъ такихъ правильныхъ очертаній. Еще во время отдѣленія хрусталика (фиг. 70), въ головныхъ пластинкахъ видѣнъ каналъ, ограниченный съ обѣихъ сторонъ рядами клѣтокъ и представляющій, по своему положенію, сходство съ сосудомъ, входящимъ внутрь вторичнаго глазнаго пузыря; я не видѣлъ однако въ этомъ каналѣ кровяныхъ тѣлецъ и потому не рѣшился признать его за кровеносный сосудъ. На разрѣзахъ изъ стадіи В (фиг. 142) петля кровеноснаго сосуда видна очень хорошо и на нѣкоторыхъ удачныхъ препаратахъ (какъ на фиг. 142) переполнена кровяными тѣльцами, которыя легко узнаются по ихъ блестящей протоплазмѣ. Стѣнки сосуда состоятъ изъ плоскихъ эндотеліеобразныхъ клѣтокъ, легко окрашивающихся гематоксилиномъ, тогда какъ протоплазма кровяныхъ тѣлецъ, по причинѣ большаго содержанія желточныхъ шариковъ, не окрашивается.

Въ этихъ же стадіяхъ развитія въ зачаткѣ стекловиднаго тѣла попадаются клѣтки. Ихъ можно видѣть не на всѣхъ поперечныхъ разрѣзахъ; онѣ вообще малочисленны и всѣ болѣе или менѣе однообразны. Всѣ клѣтки красятся хорошо гематоксилиномъ и состоятъ изъ протоплазмы и ядра. Ни въ одной изъ нихъ я не замѣчалъ присутствія желточныхъ шариковъ, которое должно было бы быть замѣтнымъ, если бы онѣ происходили изъ кровяныхъ тѣлецъ. Клѣтки стекловиднаго тѣла расположены въ различныхъ мѣстахъ его: возлѣ сосудистой петли и на границѣ съ ретиной и какъ тѣ, такъ и другія совершенно одинаковы. Такое однообразіе въ строеніи клѣтокъ не можетъ служить подтвержденіемъ Кесслеровскаго взгляда и заставляетъ на-

противъ предполагать иное происхожденіе клѣтокъ стекловиднаго тѣла, чѣмъ то, которое высказано Кесслеромъ для тритона, курицы и млекопитающихъ. Я считаю нужнымъ замѣтить, что для меня рисунки *Кесслера*, даже относительно упомянутыхъ позвочныхъ животныхъ, не совсѣмъ убѣдительны, и процессъ превращенія кровяныхъ тѣлецъ, который можетъ быть весьма ясенъ на препаратахъ *Кесслера*, на рисункахъ его является слишкомъ мало доказательнымъ.

Оставляя такимъ образомъ въ сторонѣ предположеніе о происхожденіи клѣтокъ стекловиднаго тѣла изъ кровяныхъ шариковъ, какъ не имѣющее за себя по крайней мѣрѣ въ нашемъ случаѣ никакихъ фактовъ, мы можемъ представить себѣ еще два возможныхъ случая происхожденія этихъ клѣтокъ, а именно: изъ стѣнокъ петлеобразнаго сосуда, или изъ головныхъ пластинокъ. Стѣнки петлеобразнаго сосуда состоятъ изъ плоскихъ клѣтокъ; онѣ на всѣхъ препаратахъ совершенно гладки и не даютъ отростковъ. Слѣдовательно въ стѣнкахъ сосуда мы также не имѣемъ основанія искать матеріала для образованія клѣтокъ стекловиднаго тѣла и должны остановиться на возможности участія головныхъ пластинокъ въ образованіи этихъ клѣтокъ. Сравнивая клѣтки стекловиднаго тѣла съ клѣтками головныхъ пластинокъ, можно замѣтить сходство между ними во всякомъ случаѣ гораздо большее, чѣмъ съ кровяными шариками. Протоплазма тѣхъ и другихъ окрашивается гематоксилиномъ, и оба рода клѣтокъ имѣютъ почти одинаковую форму. Опираясь на сходствѣ клѣтокъ стекловиднаго тѣла съ клѣтками головныхъ пластинокъ, гораздо естественнѣе предположить, что первыя образуются изъ послѣднихъ, чѣмъ допустить происхожденіе ихъ изъ кровяныхъ шариковъ. Вопросъ только въ томъ: какимъ образомъ проникаютъ клѣтки головныхъ пластинокъ внутрь полости вторичнаго глазнаго пузыря? Отростки го-

ловныхъ пластинокъ въ такомъ видѣ, какъ онъ описывается со временъ *Шёлера*, у стерлядей не образуются; слѣдовательно нельзя допустить, чтобы клѣтки вростали группами, образующими зачатокъ стекловиднаго тѣла. Можно однако легко допустить, что онѣ по одиночкѣ проникаютъ внутрь стекловиднаго тѣла, и наиболѣе вѣроятнымъ путемъ такого проникновенія можетъ служить глазная щель. На нѣкоторыхъ препаратахъ попадаются въ глазной щели клѣтки (фиг. 143 Svz), которыя очень похожи на клѣтки стекловиднаго тѣла, а также на клѣтки головныхъ пластинокъ. Я склоненъ считать существованіе этихъ клѣтокъ за доказательство проникновенія клѣтокъ головныхъ пластинокъ и меня останавливаетъ въ окончательномъ рѣшеніи этого только то, что въ этомъ же мѣстѣ проходитъ петлеобразный сосудъ и, что на разрѣзахъ возможно принять отрѣзокъ этого сосуда за клѣтки головныхъ пластинокъ. На этомъ только основаніи я не рѣшаюсь высказаться рѣшительно въ пользу происхожденія клѣтокъ стекловиднаго вещества изъ головныхъ пластинокъ, считая однако такой способъ происхожденія наиболѣе вѣроятнымъ изъ всѣхъ, указанныхъ выше.

Развитіе роговицы, склеры, хоріоидеи и передней камеры глаза.

Развитіе роговицы, склеры, хоріоидеи и образованіе передней камеры глаза находятся въ такой взаимной зависимости, что должно быть описано вмѣстѣ. Всѣ эти части глаза берутъ начало изъ головныхъ пластинокъ, при чемъ въ образованіи corneae принимаетъ участіе конечно также и верхній зародышевый листъ. Ранѣе всѣхъ другихъ образуется зачатокъ corneae, но такъ какъ онъ впослѣдствіе приходитъ въ соединеніе съ зачатками склеры и хоріоидеи, то прежде

чѣмъ приступимъ къ описанію развитія роговицы, разсмотримъ положеніе глаза вообще по отношенію къ головнымъ пластинкамъ, дающимъ начало склерѣ, хоріоидеѣ и роговицѣ.

Во время отдѣленія линзы отъ основнаго слоя эктодерма (фиг. 70 и 71), впереди глаза совершенно нѣтъ мезодерма; линза непосредственно прилегаетъ къ верхнему зародышевому листу. Такое отношеніе глаза къ мезодерму остается однако не долго, такъ какъ у вылупившейся стерляди, впереди хрусталика, находится уже довольно толстый слой мезодерма (фиг 141 Cppl). Какимъ образомъ происходитъ разростаніе мезодерма на передній сегментъ глаза?—этого я рѣшить не могъ, такъ какъ не имѣлъ промежуточныхъ стадій развитія. Я замѣчу здѣсь только, что появленіе мезодерма впереди глаза у стерляди представляетъ фактъ, замѣченный также и у нѣкоторыхъ другихъ позвоночныхъ животныхъ напр. у млекопитающихъ по Келликеру. Изъ этого передняго слоя мезодерма у стерляди, также какъ и у млекопитающихъ, образуется *соединительная ткань corneae.* Вторичные глазные пузыри сзади прилегаютъ непосредственно къ головнымъ пластинкамъ. Въ стадіи B клѣтки послѣднихъ, непосредственно соприкасающіяся съ задней стѣнкой вторичнаго глазнаго пузыря, ложатся параллельно поверхности глазнаго пузыря. Вслѣдствіи этого, вокругъ задняго сегмента пузыря объособляется слой мезодерма, который въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія даетъ начало *склерѣ* и *сосудистой оболочкѣ*, развивающимся такимъ образомъ изъ одного общаго зачатка. Этотъ слой мезодерма соединяется непосредственно съ описаннымъ выше зачаткомъ corneae (фиг. 143). Такимъ образомъ, уже въ довольно ранній періодъ пост-эмбріональнаго развитія, какъ передняя, такъ и задняя часть вторичнаго глазнаго пузыря покрыты головными

пластинками, дающими начало различнымъ частямъ стѣнокъ глаза. Дальнѣйшія измѣненія этихъ зачатковъ состоятъ въ обособленіи и развитіи изъ нихъ отдѣльныхъ упомянутыхъ частей глаза; описаніе этого развитія мы начнемъ съ *роговицы*.

Относительно развитія роговицы и образованія передней камеры глаза у позвоночныхъ животныхъ существуетъ два взгляда. По *Келликеру* (¹), у млекопитающихъ животныхъ хрусталикъ, тотчасъ же послѣ отдѣленія его отъ верхняго зародышеваго листа, прикрытъ спереди слоемъ мезодерма. Этотъ слой составляетъ, по *Келликеру*, зачатокъ membranae pupillaris и роговицы. Впослѣдствіи онъ расщепляется на два слоя, изъ которыхъ наружный образуетъ зачатокъ corneae, внутренній—зачатокъ membranae pupillaris. Щель, образующаяся между двумя послѣдними слоями, составляетъ переднюю камеру глаза, которая по *Келликеру* образуется слѣдовательно черезъ расщепленіе. Другой, совершенно противуположный взглядъ принадлежитъ *Кесслеру*. По *Кесслеру*, средній зародышевый листъ у курицы простирается только до краевъ вторичнаго глазнаго пузыря, и вслѣдствіе этого линза непосредственно прилегаетъ къ верхнему листу. Образованію corneae, которое происходитъ и по *Кесслеру* на счетъ головныхъ пластинокъ, предшествуетъ появленіе однородной оболочки, которую *Кесслеръ* называетъ cornea propria и которая является какъ выдѣленіе эпителія роговицы. Послѣ образованія corneae propriae Kess., клѣтки головныхъ пластинокъ двигаются къ периферіи роговицы подъ cornea propria и образуютъ одинъ слой, со-

---

(¹) Entwick. des Menschen etc. стр. 670.

(²) Zur Entwick. des Auges der Wirbelthiere стр. 83—91.

ставляющій эндотелій роговицы. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія клѣтки головныхъ пластинокъ проникаютъ въ cornea propria и образуютъ вмѣстѣ съ послѣдней соединительную ткань роговицы.

Мы видѣли, что у стерляди въ раннихъ стадіяхъ развитія образуется передъ хрусталикомъ слой мезодерма, служащій зачаткомъ роговицы. Изъ этого слѣдуетъ, что развитіе этой части глаза у стерляди совершенно подтверждаетъ взглядъ *Келликера*, по крайней мѣрѣ относительно первыхъ стадій. Слѣдующія же стадіи развитія роговицы представляютъ нѣкоторыя особенности у стерлядей сравнительно съ млекопитающими, особенности, заключающіяся въ томъ, что первоначальный зачатокъ роговицы во время роста глаза не утолщается, а напротивъ становится тоньше. Такъ, въ стадіи между B—C (фиг. 143) передъ линзой находится уже весьма тонкій слой, состоящій всего изъ одного только слоя клѣтокъ. Утонченіе зачатка роговицы выражено главнымъ образомъ въ центрѣ этого зачатка; къ краямъ же, въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ онъ прилегаетъ къ краю вторичнаго глазнаго, онъ напротивъ утолщается. Въ стадіи между C и D подъ эпителіемъ роговицы находится только одинъ слой сплющенныхъ клѣтокъ, который въ краямъ ретины утолщается и срастается съ зачаткомъ радужной оболочки, которая въ этой стадіи начинаетъ развиваться (фиг. 144 Js, Cr). Вслѣдствіе такого отношенія краевой части роговицы къ зачатку радужины и, такъ какъ зачатокъ радужины прилегаетъ непосредственно къ циліарной части ретины,—въ передней части глаза образуется полость, ограниченная спереди роговицею, сзади заворотомъ роговицы къ зачатку iridis и хрусталикомъ; эта полость составляетъ *переднюю камеру глаза*.

Изъ описанныхъ сейчасъ измѣненій зачатка роговицы видно, что въ позднихъ стадіяхъ развитія онъ состоитъ изъ одного только слоя мезодермальныхъ клѣтокъ, прикрытаго сверху двумя слоями экзодерма. Въ этой стадіи развитія роговица представляетъ большое сходство съ тою стадіею развитія ея у птицъ по *Кесслеру*, когда подъ cornea propria образуется эндотелій. Разница между птицами и стерлядями заключается только въ отсутствіи у послѣднихъ corneae propriae, которой у нихъ не образуется никогда. Я не имѣлъ случая наблюдать дальнѣйшихъ стадій развитія роговицы (у 3-недѣльныхъ стерлядей она состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ), и потому о значеніи мезодермальнаго слоя роговицы могу судить только по аналогіи съ тѣмъ, что описано *Кесслеромъ* для другихъ позвоночныхъ животныхъ. Я думаю именно что этотъ слой составляетъ зачатокъ эндотелія роговицы, а что соединительная ткань образуется черезъ утолщеніе его, или черезъ разрастаніе клѣтокъ краевой его части.

Сопоставляя описанные факты съ изложенными выше взглядами Келликера и Кесслера мы, видимъ, что развитіе роговицы у стерляди отличается, и отъ Келликеровскаго, и отъ Кесслеровскаго описанія, и въ тоже время въ нѣкоторыхъ отдѣльныхъ пунктахъ сходно и съ тѣмъ и съ другимъ. Первый зачатокъ роговицы имѣетъ сходство съ первыми стадіями развитія ея у млекопитающихъ (по Келликеру), но у стерлядей не существуетъ расщепленія для образованія передней камеры глаза, какое описываетъ *Келликеръ* для млекопитающихъ. Напротивъ послѣдующія измѣненія этого зачатка ведутъ къ такимъ стадіямъ, которыя совершенно похожи на Кесслеровскія, за исключеніемъ отсутствія базальной однородной оболочки (corneae propriae), которая по

Кесслеру существуетъ во всѣхъ классахъ позвоночныхъ животныхъ.

Развитіе *хоріоидеа* и *склеры* происходитъ изъ одного общаго зачатка, происходящаго изъ головныхъ пластинокъ, непосредственно прилегающихъ къ вторичному глазному пузырю. Въ раннихъ стадіяхъ развитія происходитъ уже обособленіе обѣихъ оболочекъ глаза, выражающееся въ появленіи пигмента во внутреннемъ слоѣ общаго зачатка (фиг. 143 Chor). Пигментированный слой зачатка составляетъ зачатокъ *хоріоидеа*, наружный, непигментированный слой—зачатокъ *склеры*. Пигментъ, составляющій зачатокъ пигментнаго слоя сосудистой оболочки, появляется сначала на незначительной части задней поверхности вторичнаго глазнаго пузыря, какъ разъ соотвѣтственно тому мѣсту, гдѣ появляются впервые пигментныя зернышки въ stratum pigmentosum retinae. Въ стадіи между B и C (фиг. 143) находятся только отдѣльныя пигментированныя клѣтки, болѣе или менѣе отдѣленныя другъ отъ друга пигментированными частями зачатка хоріоидеи. Впослѣдствіи количество пигмента увеличивается и пигментныя клѣтки ложатся другъ возлѣ друга, образуя сплошной слой (фиг. 144 Chor). Пигментный слой сосудистой оболочки покрываетъ всю заднюю поверхность глаза, лежитъ непосредственно на задней стѣнкѣ вторичнаго глазнаго пузыря и переходитъ въ циліарной части на край послѣдняго. Здѣсь зачатокъ tunica vasculosa утолщается и сливается съ эндотеліальнымъ слоемъ corneae, который, какъ сказано выше, заворачивается въ этомъ мѣстѣ и прилегаетъ непосредственно къ ретинѣ. Утолщеніе, состоящее изъ эндотелія роговицы пигмента и краевой части вторичнаго пузыря, образующей pars ciliaris retinae, составляетъ зачатокъ corpus ciliare (фиг. 144 Cs). Такимъ образомъ происходитъ пигментный слой сосудистой оболочки. Соедини-

тельнотканный слой, строма сосудистой оболочки образуется изъ клѣтокъ, непосредственно прилегающихъ къ пигментному слою снаружи. Онъ является въ видѣ очень тонкаго прозрачнаго слоя и становится ясно замѣтнымъ тогда, когда образуется склера.

Склера (фиг. 143, 144 Scl) только въ раннихъ стадіяхъ развитія (между B и C фиг. 143) состоитъ изъ удлиненныхъ клѣтокъ, расположенныхъ параллельно поверхности вторичнаго глазнаго пузыря. Когда начинается хондрификація головныхъ пластинокъ, то зачатокъ склеры превращается въ хрящъ (фиг. 144 Scl). При этомъ зачатокъ утолщается особенно въ задней части глаза и становится постепенно тоньше по мѣрѣ приближенія къ роговицѣ. Образованіе хряща происходитъ, какъ кажется, не на всей поверхности склеры одновременно, такъ какъ на разрѣзахъ изъ стадіи промежуточной между C и D (фиг. 144) хрящевая пластинка встрѣчается только на верхней (спинной) части глаза.

Въ заключеніе я считаю нужнымъ сказать нѣсколько словъ о развитіи *вѣкъ*, которое начинается у стерлядей очень рано. Уже въ стадіи между B и C (фиг. 143) сверху и снизу глазъ образуются довольно значительныя утолщенія мезодерма, составляющія зачатки вѣкъ. Въ образованіи вѣкъ принимаютъ участіе какъ головныя пластинки, такъ и верхній зародышевый листъ. На разрѣзѣ фиг. 143 верхній зародышевый листъ сползъ, поэтому видно только одно утолщеніе головныхъ пластинокъ, которое играетъ повидимому главную роль при образованіи вѣкъ, такъ какъ эпителій глаза прикрываетъ это утолщеніе сверху. На фиг. 144, гдѣ эпителій сохраненъ, видно, что онъ не представляетъ никакихъ измѣненій въ зачаткахъ вѣкъ. Сравнивая фиг. 143 съ фиг. 144, можно замѣтить, что въ раннихъ стадіяхъ развитія вѣки развиты больше, чѣмъ въ позднихъ. Уменьшеніе вѣкъ происходитъ

повидимому не отъ дѣйствительнаго уменьшенія зачатка ихъ, а обусловливается главнымъ образомъ выростаніемъ передняго сегмента глаза, какъ это видно изъ сравненія обѣихъ названныхъ фигуръ. Вслѣдствіе этого выростанія, зачатки вѣкъ отодвигаются вверхъ и внизъ и кажутся гораздо меньше, чѣмъ въ предыдущей стадіи.

2. РАЗВИТІЕ УХА.

Въ 1-й части (стр. 172—173) было описано образованіе слуховаго пузырька въ видѣ углубленія основнаго слоя верхняго зародышеваго листа и отдѣленіе его отъ этого слоя, т. е. тѣ процессы развитія слуховаго органа, которые происходятъ во время эмбріональнаго развитія. У вылупившейся стерляди зачатокъ кожистаго лабиринта является въ видѣ замкнутаго пузырька, состоящаго изъ одного слоя клѣтокъ. Верхняя стѣнка этого пузырька тоньше нижней, такъ какъ она состоитъ изъ болѣе плоскихъ клѣтокъ, чѣмъ послѣдняя; разница въ толщинѣ стѣнокъ выражена уже въ моментъ отдѣленія слуховаго пузырька отъ верхняго зародышеваго листа и сохраняется во время всего развитія.

Кожистый лабиринтъ остается недолго въ такой примитивной формѣ. Въ стадіи промежуточной между А и В въ немъ замѣчаются уже весьма важныя измѣненія, состоящія въ образованіи *recessus labyrinti*. Этотъ полый отростокъ слуховаго пузырька у стерлядей, какъ и у всѣхъ другихъ позвоночныхъ, появляется раньше всѣхъ другихъ частей внутренняго уха. По мѣсту своего образованія recessus labyrinthi также какъ и въ другихъ отношеніяхъ вполнѣ соотвѣтствуетъ тому же органу высшихъ позвоночныхъ животныхъ; онъ появляется именно на верхней (спин-

вой) части лабиринтнаго пузыря. Въ стадіи промежуточной между A и B recessus labyrinthi имѣетъ форму маленькаго полаго отростка, оканчивающагося нѣсколько расширеннымъ закругленнымъ концомъ (фиг. 147 Rl).

Остающаяся, за образованіемъ recessus, часть слуховаго пузырька представляетъ зачатокъ всѣхъ остальныхъ органовъ лабиринта: полукружныхъ каналовъ, utriculus, sacculus и canalis cochlearis. Въ описываемой стадіи развитія (фиг. 147) еще трудно отличить зачатки этихъ органовъ, такъ какъ слуховой пузырекъ имѣетъ болѣе или менѣе правильную овальную форму. Внѣшняя стѣнка его (обращенная къ внѣшней сторонѣ зародыша) правильно закруглена, внутренняя же (обращенная къ продолговатому мозгу) посрединѣ слуховаго пузырька нѣсколько вздута въ видѣ бугра. Этотъ бугоръ составляетъ, судя по аналогіи съ другими позвоночными животными, зачатокъ sacculus rotundus. Тотчасъ подъ нимъ, въ массѣ головныхъ пластинокъ, лежитъ ganglion acusticus, который вѣроятно своимъ давленіемъ обусловливаетъ меньшую кривизну внутренней стѣнки слуховаго пузыря. Судя по положенію gangl. acusticus въ этой и послѣдующихъ стадіяхъ развитія, нижняя, нѣсколько выдающаяся внизъ, часть слуховаго пузыря можетъ быть принята за зачатокъ canalis cochlearis. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія слуховой ганглій располагается около внутренней стѣнки этого канала.

Въ стадіи B форма слуховаго пузырька значительно измѣняется (фиг. 148). Въ немъ уже весьма ясно намѣчаются зачатки полукруглыхъ каналовъ и улитки. Образованіе зачатковъ этихъ органовъ до такой степени сходно съ развитіемъ ихъ у другихъ позвоночныхъ, что, для избѣжанія повтореній уже извѣстнаго, я постараясь быть по возможности краткимъ въ описаніи этой стадіи развитія. Слуховой пу-

зырекъ утрачиваетъ свою овальную форму и образуетъ въ различныхъ частяхъ полые выросты. Общая форма его въ этой стадіи развитія болѣе всего приближается къ треугольнику, обращенному верхушкой къ спинной, основаніемъ— къ брюшной части зародыша. Въ верхней части лабиринта находится recessus labyrinthi, который, сравнительно съ предыдущей стадіей развитія, значительно выростаетъ. Онъ представляетъ теперь (фиг. 148 Rl) довольно длинную трубку, равняющуюся почти ⅓ всей вышины лабиринта, съ слѣпымъ верхнимъ закругленнымъ концомъ. Кнаружи отъ recessus labyrinthi находится другой выростъ слуховаго пузыря, который также направленъ вверхъ и представляетъ *зачатокъ вертикальныхъ полукружныхъ каналовъ* (фиг. 148 Csmc). Въ описываемой стадіи развитія онъ представляетъ треугольную форму, заостренную на верхнемъ концѣ. Основаніе его отдѣляется отъ остальной части лабиринта легкимъ пережимомъ, происходящимъ, какъ надо полагать, вслѣдствіе бо́льшаго роста въ этомъ мѣстѣ головныхъ пластинокъ и давленія ихъ на стѣнку лабиринта. Recessus labyrinthi отдѣляется отъ зачатка полукружныхъ каналовъ тонкимъ слоемъ головныхъ пластинокъ. Нижняя часть лабиринтоваго пузыря представляетъ также два расширенія, направленныя къ наружной и внутренней части зародыша. Наружное расширеніе (фиг. 148 Ch) составляетъ зачатокъ *горизонтальнаго полукружнаго канала*; оно отдѣляется отъ зачатка вертикальныхъ каналовъ упомянутыхъ выше пережимомъ. Внутреннее расширеніе, имѣющее видъ полаго коническаго отростка, направленнаго кнутри и книзу, представляетъ *зачатокъ canalis cochlearis* (фиг. 148 Lg), о которомъ была рѣчь при описаніи предыдущей стадіи развитія. На внѣшней стѣнкѣ зачатка улитки находится ganglion acusticus. Кверху отъ зачатка улитки внутренняя стѣнка

лабиринта возвышается и образуетъ упомянутый выше sacculus rotundus.

Зачатки всѣхъ этихъ органовъ не отдѣлены другъ отъ друга и представляютъ только мѣстныя расширенія первичнаго слуховаго пузыря, въ чемъ легко можно убѣдиться, просматривая цѣлую серію разрѣзовъ изъ одного и того же слуховаго органа. Полости всѣхъ этихъ зачатковъ открываются широкими отверстіями въ общую полость слуховаго органа; такъ что въ описываемой стадіи развитія мы не можемъ говорить ни объ одной изъ частей лабиринта, какъ объ объособленной части и должны представлять себѣ лабиринтъ въ видѣ пузыря, расширеннаго въ различныхъ мѣстахъ и дающаго этими расширеніями начало зачаткамъ будущихъ, объособляющихся другъ отъ друга органовъ.

Сравнивая описываемую стадію развитія съ предыдущею, легко замѣтить, что измѣненія формы слуховаго пузыря, выражающіяся въ образованіи зачатковъ различныхъ органовъ лабиринта, происходятъ вслѣдствіе неравномѣрнаго роста различныхъ частей пузыря. Направленіе роста слуховаго пузыря можетъ быть довольно легко опредѣлено изъ относительнаго положенія пузыря къ близь-лежащимъ органамъ въ предыдущей и въ настоящей стадіи развитія; очень удобнымъ пунктомъ для оріентированія относительно измѣненій формы можетъ служить sacculus rotundus, который по отношенію къ продолговатому мозгу представляетъ одинаковое положеніе, какъ въ стадіи A—B (фиг. 147), такъ и въ стадіи B (фиг. 148). Выходя изъ этого пункта и сравнивая форму слуховаго пузыря на фиг. 147 и 148, мы видимъ, что ростъ его происходитъ по всѣмъ тремъ направленіямъ т. е. вверхъ, внизъ и наружу. Выростаніе верхней части, которое идетъ сильнѣе, чѣмъ въ остальныхъ направленіяхъ, обусловливаетъ образованіе вертикальныхъ полу-

кружныхъ каналовъ и удлиненіе recessus labyrinthi; выростаніе наружу и внизъ ведетъ за собою образованіе горизонтальнаго канала и canalis cochlearis.

Въ стадіи B—C зачатокъ слуховаго органа представляетъ также еще мѣшокъ съ нѣсколькими боковыми выростами, служащими зачатками полукружныхъ каналовъ и улитковаго канала. Разница отъ предыдущей стадіи развитія заключается главнымъ образомъ въ томъ, что горизонтальный и вертикальные полукружные каналы отдѣляются явственнѣе другъ отъ друга, чѣмъ это было прежде. Фиг. 149 представляетъ разрѣзъ черезъ лабиринтъ въ этой стадіи развитія. Разрѣзъ прошелъ не совсѣмъ черезъ средину лабиринта, не чрезъ recessus labyrinthi, поэтому слуховой органъ имѣетъ здѣсь нѣсколько иную форму, чѣмъ на фиг. 148 и 150. Зачатки полукружныхъ каналовъ (фиг. 149 Csms и Csmch) представляютъ довольно обширные пузыри; между ними вдается масса головныхъ пластинокъ, которая вдавливаетъ внѣшнюю стѣнку лабиринта и образуетъ границу между горизонтальными и вертикальными каналами. Въ этомъ отношеніи описываемая стадія развитія представляетъ особый интересъ, такъ какъ здѣсь мы встрѣчаемъ первое начало *отдѣленія полукружныхъ каналовъ* отъ общаго зачатка лабиринта. При этомъ зачатки другихъ частей лабиринта весьма мало измѣняются. Зачатокъ улитки выростаетъ, расширяется на своемъ переднемъ концѣ, сообщающемся съ sacculus и искривляется по направленію къ хордѣ. Онъ принимаетъ форму рожка, соединеннаго открытою и расширенною своею частью съ лабиринтомъ. Сравнивая эти измѣненія улитковаго канала съ соотвѣтственными стадіями развитія слуховаго органа высшихъ позвоночныхъ животныхъ, мы находимъ ихъ вполнѣ тождественными съ первыми стадіями развитія улитки высшихъ позвоночныхъ. Улитка по-

слѣдующихъ, въ очень раннія стадіи развитія, также изгибается по направленію къ центру т. е. хордѣ и представляетъ до такой степени поразительное сходство съ canalis cochlearis стерлядей, что мы довольно точно можемъ опредѣлить соотвѣтственныя стадіи развитія стерлядей и высшихъ позвоночныхъ и указать, на какой именно стадіи развитіе улитки стерлядей останавливается, по отношенію къ развитію улитки млекопитающихъ. Описываемая теперь стадія развитія представляетъ полнѣйшее сходство съ той стадіей развитія лабиринта млекопитающихъ, которая нарисована у *Бэттхера*(¹) на фиг. 9 (зародышъ барана 1,6 Cm длины). Въ такомъ состояніи улитковый каналъ и остается у стерляди до конца третьей недѣли развитія. Измѣненіе его заключается только въ незначительномъ выростаніи, которое замѣтно въ слѣдующей стадіи развитія, но которое идетъ очень медленно, сравнительно съ ростомъ остальныхъ частей лабиринта.

Образованіе полукружныхъ каналовъ, или лучше сказать отдѣленіе ихъ зачатковъ отъ общаго зачатка лабиринта, происходитъ къ концу второй недѣли развитія, когда въ головныхъ пластинкахъ начинается уже образованіе хрящей черепа. Я обратилъ особенное вниманіе на эту часть кожнаго лабиринта, такъ какъ она изслѣдована менѣе всѣхъ прочихъ частей. Единственныя точныя указанія на способъ образованія полукружныхъ каналовъ встрѣчаются у *Келликера* (²). (Я имѣю въ виду только процессъ отдѣленія полукружныхъ каналовъ; зачатки же ихъ были открыты гораздо раньше *Рейсснеромъ* и описаны въ его классическомъ сочиненіи: De auris internae formatione. Diss. Dorpati. 1851). По *Келликеру* по-

---

(¹) *A. Boettcher.* Über Entwickelung und Bau des Gehorlabyrinthes, в Verhandl der Kaiserl. Leopoldino—Corolinisch. Acad. Bd. 35.

(²) Entwickelungsgeschichte стр. 719 и 743.

лукружные каналы у зародышей быка появляются въ видѣ плоскихъ дупликатуръ, полукружной формы; обѣ пластинки, изъ которыхъ состоятъ зачатки полукружныхъ каналовъ, сростаются въ средней части зачатковъ и расширяются на свободныхъ краяхъ. Вслѣдствіе этого въ средней части зачатокъ полукружнаго канала отдѣляется отъ той части лабиринта, которая превращается въ utriculus, концы зачатка находятся въ соединеніи съ лабиринтомъ и, расширяясь, превращаются въ ампуллы. Это описаніе составляетъ все, что извѣстно относительно развитія полукружныхъ каналовъ у млекопитающихъ и у позвоночныхъ вообще. Въ послѣднихъ эмбріологическихъ монографіяхъ *Бальфура* (эласмобранхіи), *Гетте* (Bombinator) мы встрѣчаемъ также очень мало фактовъ, касающихся до развитія лабиринта. *Бальфуръ* полагаетъ, что полукружные каналы у эласмобранхій образуются въ видѣ трехъ возвышеній лабиринтоваго пузыря (Monograph on the developm. of Elasm. стр. 189).

Мои изслѣдованія надъ развитіемъ полукружныхъ каналовъ у стерлядей въ общихъ чертахъ могутъ подтвердить описаніе Кёлликера. Мы видѣли выше, что покружные каналы у стерляди являются въ видѣ полыхъ выростовъ лабиринтоваго пузыря. Отъ зачатковъ полукружныхъ каналовъ млекопитающихъ они отличаются большею шириною, поэтому я ихъ описываю какъ выросты, а не какъ складки лабиринтовой оболочки. Отдѣленіе ихъ отъ стѣнки лабиринта начинается въ стадіи промежуточной между B и C и идетъ довольно скоро, такъ что въ стадіи C (фиг. 150) мы встрѣчаемъ горизонтальный каналъ почти отдѣлившимся отъ лабиринта. Процессъ отдѣленія совершенно понятенъ при сравненіи фиг. 149 и 150. На фиг. 150 горизонтальный полукружный каналъ представляетъ значительное расширеніе лабиринтоваго пузыря, связанное съ полостью послѣдняго

посредствомъ тонкаго канала, въ которомъ обѣ стѣнки тѣсно сближены между собою. Разрѣзъ прошелъ какъ разъ по срединѣ лабиринта (срав. фиг. 151), задѣвъ recessus, улитковый каналъ и одинъ изъ вертикальныхъ полукружныхъ каналовъ. На разрѣзахъ, взятыхъ ближе къ краямъ лабиринта, можно видѣть, что горизонтальный полукружный каналъ не отдѣленъ пережимомъ отъ смежныхъ съ нимъ вертикальныхъ полукружныхъ каналовъ (передняго и задняго). Продольные разрѣзы черезъ голову въ описываемой и въ позднѣйшихъ стадіяхъ развитія могутъ служить контрольными объектами для описаннаго поперечнаго разрѣза лабиринта. На такихъ разрѣзахъ можно видѣть, кромѣ того, положеніе и размѣры пережима отдѣляющаго горизонтальный полукружный каналъ отъ лабиринта, а также убѣдиться въ томъ, что весь полукружный каналъ въ этихъ стадіяхъ развитія представляетъ одинаковую толщину, слѣдовательно что ампулы образуются не одновременно съ отдѣленіемъ полукружнаго канала, какъ это слѣдуетъ изъ описанія *Келликера* для млекопитающихъ животныхъ. Фиг. 151 представляетъ почти цѣльный лабиринтъ трехнедѣльной стерляди съ наружной стороны полукружныхъ каналовъ, вслѣдствіе чего utriculus, sacculus и улитка, находящіеся на внутренней сторонѣ, не видны. Recessus labyrinthi (Rl) виденъ, такъ какъ онъ закрытъ только прозрачными полукружными каналами. Отдѣленіе вертикальныхъ каналовъ (фиг. 151 Csma и Csmp) отъ лабиринта здѣсь не можетъ быть видимо, такъ какъ оно происходитъ въ плоскости разрѣза на внутреннемъ краѣ этихъ полукружныхъ каналовъ. Горизонтальный же каналъ представляетъ чрезвычайно инструктивную форму для рѣшенія вопроса о способѣ его отдѣленія (фиг. 151 Csmch) и притомъ до такой степени доказательную, что мы можемъ ограничиться краткимъ описаніемъ. На внутренней стѣнкѣ

его видно очень ясно сростаніе обѣихъ пластинокъ, происходящее параллельно продольной оси этого полукружнаго канала. Это сростаніе въ стадіи D, къ которой относится рисунокъ, уже окончилось и слѣдъ его является въ видѣ прямой спайки (фиг. 151 F), лежащей въ средней части канала. Отверстіе канала не имѣетъ круглой формы, как впослѣдствіе, но удлиняется къ линіи сростанія обѣихъ пластинокъ первичнаго зачатка этого канала,

Описанные два препарата (фиг. 150 и 151) доказываютъ весьма убѣдительно, что процессъ образованія полукружныхъ каналовъ совершается у стерлядей такъ, какъ описываетъ его Келликеръ для млекопитающихъ. Фиг. 150 и 151 могутъ пополнить собою недостатокъ рисунковъ къ Келликеровскому описанію, который дѣлаетъ самое описаніе не настолько доказательнымъ, какъ это было бы желательно. Познакомившись съ самымъ фактомъ, намъ надо разсмотрѣть условія и причину отдѣленія полукружныхъ каналовъ. Разъясненіе эмбріональныхъ процессовъ относительно, объ условливающихъ ихъ, механическихъ причинъ представляетъ обыкновенно большія затрудненія, которыя усложняются по мѣрѣ усложненія самыхъ процессовъ. Въ нашемъ случаѣ мы имѣемъ дѣло съ органомъ довольно простой конструкціи состоящимъ только изъ одного слоя клѣтокъ и развивающимся въ массѣ головныхъ пластинокъ, которыя въ свою очередь представляютъ довольно несложную ткань. Поэтому и условія для различныхъ измѣненій этого органа также не должны быть особенно сложными. Эти условія могутъ заключаться или въ самомъ органѣ, или въ частяхъ, его окружающихъ. Разсматривая положеніе слуховаго лабиринта въ различныхъ стадіяхъ его развитія, мы видимъ, что всегда онъ совсѣхъ сторонъ плотно окруженъ массою головныхъ пластинокъ, которыя образуютъ какъ бы футляръ, въ кото

ромъ вложенъ слуховой органъ, со всѣми его расширеніями и зачатками отдѣльныхъ частей. Съ измѣненіемъ формы лабиринта, измѣняется форма головныхъ пластинокъ, окружающихъ его. Изъ этого соотвѣтствія въ формѣ обѣихъ этихъ частей ясно, что измѣненіе формы одной, должно происходить или подъ вліяніемъ сосѣдней части, или же вліять на форму послѣдней т. е. что, или головныя пластинки вліяютъ на форму лабиринта, или обратно лабиринтъ на форму головныхъ пластинокъ. Вопросъ мнѣ кажется рѣшается легко, если мы обратимъ вниманіе на плотность головныхъ пластинокъ сравнительно съ лабиринтомъ. Головныя пластинки представляютъ клѣтчатую ткань которая конечно значительно превышаетъ плотность стѣнокъ лабиринта, состоящихъ только изъ одного слоя клѣтокъ, а слѣдовательно, при измѣненіяхъ лабиринта, ткань головныхъ пластинокъ должна играть активную роль и представлять такимъ образомъ главнаго дѣятеля, обусловливающаго измѣненіями своей формы измѣненія формъ лабиринта. Головныя пластинки вліяютъ на форму лабиринта и ведутъ къ образованію зачатковъ различныхъ его органовъ, вслѣдствіе различнаго роста ихъ въ различныхъ направленіяхъ, образованія отростковъ, которыя давятъ на стѣнки лабиринта и придаютъ ему извѣстную опредѣленную форму. Для уясненія этого разсмотримъ условія отдѣленія полукружныхъ каналовъ и преимущественно горизонтальнаго, такъ какъ развитіе его легче прослѣдить на разрѣзахъ. Развитіе его начинается собственно въ стадіи В, гдѣ внѣшняя стѣнка лабиринта нѣсколько вдавливается, и это вдавленіе представляетъ границу между горизонтальнымъ и вертикальнымъ каналами. Этому вдавленію (фиг. 148) соотвѣтствуетъ мѣстное утолщеніе головныхъ пластинокъ (Кро), которое по своей формѣ совершенно отвѣчаетъ вдавленію. Это утолщеніе (Кро

149) увеличивается и объусловливаетъ собою увеличеніе перешима между вертикальными и горизонтальнымъ каналомъ (фиг. 149). Соотвѣтственно утолщенію головныхъ пластинокъ, давящихъ на спинную стѣнку лабиринта, образуется утолщеніе снизу, давящее на брюшную стѣнку (фиг. 150). Оба эти утолщенія сдавливаютъ кожный лабиринтъ между зачаткомъ полукружнаго канала и будущимъ utriculus и наконецъ отжимаютъ среднюю часть полукружнаго канала отъ лабиринтоваго пузыря, превращая зачатокъ его въ форму канала.

Продольные разрѣзы черезъ голову зародыша даютъ очень хорошее понятіе о формѣ утолщенія головныхъ пластинокъ по отношенію къ полукружнымъ каналамъ. Комбинируя ихъ съ поперечными разрѣзами, можно составить себѣ довольное ясное понятіе о способѣ отдѣленія вертикальныхъ полукружныхъ каналовъ. На продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 151 Кро) это утолщеніе имѣетъ форму треугольника, основаніемъ лежащаго на горизонтальномъ каналѣ, а верхушкою между обоими вертикальными. На поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 150 Кро) видно, что это утолщеніе вдается наискось внутрь и книзу между вертикальнымъ и горизонтальнымъ каналомъ. Далѣе кверху (къ спинной сторонѣ) головныя пластинки становятся тоньше и на мѣстѣ соединенія обоихъ вертикальныхъ полукружныхъ каналовъ и впаденія ихъ въ utriculus достигаютъ наименьшей толщины. Вертикальные каналы, въ мѣстѣ впаденія ихъ въ utriculus отдѣляются тонкой перегородкой отъ головныхъ пластинокъ. Изъ этого слѣдуетъ что наибольшее утолщеніе головныхъ пластинокъ соотвѣтствуетъ срединѣ лабиринта, и именно срединмъ частямъ полукружныхъ каналовъ гдѣ происходитъ отдѣленіе послѣднихъ отъ лабиринта. Отсюда это утолщеніе направляется внизъ и въ стороны. Внизу оно отдѣляетъ го-

ризонтальный каналъ, по сторонамъ—среднія части вертикальныхъ каналовъ. На разрѣзахъ, проведенныхъ по срединѣ лабиринта, черезъ recessus, отдѣленіе вертикальныхъ каналовъ не можетъ быть видимо, такъ какъ разрѣзъ проходитъ какъ разъ черезъ мѣсто впаденія вертикальнаго канала въ лабиринтъ, на боковыхъ же разрѣзахъ (1) вертикальные каналы являются объособленными.

Съ образованіемъ полукружныхъ каналовъ объособляется часть лабиринта, въ которую они открываются. Эта часть составляетъ *utriculus*. Границы его, нерѣзкія въ первыхъ стадіяхъ развитія, въ стадіи C (фиг. 150) становятся рѣзче вслѣдствіе того, что возвышеніе лабиринта, описанное нами выше подъ именемъ sacculus rotundus, отдѣляется теперь отъ utriculus довольно глубокимъ пережимомъ (фиг. 150). Такимъ образомъ въ этой стадіи развитія совершенно ясно объособляются двѣ главныя центральныя части лабиринта: *utriculus* и *sacculus* (фиг. 150 Ut и Scl). Первая находится въ непосредственномъ сообщеніи съ полукружными каналами, вторая—съ canalis cochlearis. Обѣ онѣ соединены другъ съ другомъ широкимъ отверстіемъ, находящимся въ мѣстѣ соотвѣтствующемъ пережиму, вверху sacculus.

Гистологическія измѣненія стѣнокъ лабиринта. Лабиринтъ, въ продолженіи всего описываемаго періода развитія, состоитъ изъ одного слоя эпителіальныхъ клѣтокъ. Въ нѣкоторыхъ мѣстахъ полукружныхъ каналовъ, въ позднія стадіи развитія, находятся утолщенія эпителіальной стѣнки лабиринта, составляющія зачатокъ *cristae acusticae*. Вѣро-

(1) Чтобы не увеличивать число рисунковъ я не привожу боковыхъ разрѣзовъ, такъ какъ способъ развитія полукружныхъ каналовъ, однообразный для всѣхъ, выясняется рисунками представляющими развитіе горизонтальнаго канала.

ятно такія же утолщенія находятся и въ стѣнкахъ sacculus и canalis cochlearis, но онѣ не были мною изслѣдованы.

Выше мы видѣли, что верхняя часть стѣнки слуховаго пузырька, уже въ моментъ отдѣленія его отъ экзодерма, тоньше, чѣмъ нижняя, вслѣдствіе того что первая состоитъ изъ плоскихъ клѣтокъ, а послѣдняя изъ цилиндрическихъ. Съ теченіемъ времени толщина стѣнокъ въ различныхъ мѣстахъ весьма сильно мѣняется, и у трехмѣсячной стерляди мы встрѣчаемъ уже не общія утолщенія стѣнокъ, а мѣстныя, являющіяся по преимуществу зачатками воспринимающихъ аппаратовъ органа слуха съ ихъ нервными окончаніями. Съ появленіемъ canalis cochlearis, внутренняя стѣнка (обращенная къ gangl. acusticus) этого канала начинаетъ утолщаться и въ стадіи С гораздо толще наружной. Во время образованія зачатка горизонтальнаго полукружнаго канала, нижняя стѣнка его состоитъ изъ утолщенной части слуховаго пузыря. Въ дальнѣйшихъ стадіяхъ развитія это утолщеніе исчезаетъ; клѣтки сплющиваются и принимаютъ форму плоскаго эпителія, какъ и въ остальныхъ частяхъ полукружныхъ каналовъ. Какъ остатки утолщенныхъ частей стѣнокъ остаются только мѣстныя утолщенія, составляющія cristae acusticae, который мы и разсмотримъ.

Cristae acusticae появляются на нижней части вертикальныхъ каналовъ и на нижней стѣнкѣ горизонтальнаго канала въ то время когда еще не существуетъ и зачатковъ ампуллъ. Поэтому ампулы должны быть разсматриваемы какъ позднѣйшія образованія происходящія вслѣдствіе мѣстныхъ расширеній стѣнокъ полукружныхъ каналовъ.

Довольно хорошій способъ изслѣдованія cristae acusticae представляетъ обработка цѣльныхъ стерлядей осміевой кислотой и затѣмъ окрашиванье поперечныхъ разрѣзовъ гематоксикилиномъ. Одинъ изъ такихъ разрѣзовъ представленъ

на фиг. 152. Разрѣзъ проведенъ черезъ нижнюю стѣнку вертикальнаго полукружнаго канала, какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ въ crista acustica подходитъ слуховой нервъ (фиг. 152 Nac). Боковая стѣнка полукружнаго канала состоитъ, какъ видно на рисункѣ, изъ одного слоя плоскихъ эпителіальныхъ клѣтокъ. Переходя къ концу въ crista acustica, этотъ эпителій утолщается, вслѣдствіе того, что клѣтки его становятся цилиндрическими, но на мѣстѣ перехода т. е. на краю cristae, по прежнему располагаются въ одинъ слой. Далѣе къ центру crista, однослойный эпителій переходитъ въ двуслойный (фиг. 152, 1 и 2). Верхній слой клѣтокъ cristae состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ, закругленныхъ въ нижней части и оканчивающихся совершенно плоскою верхушкою. Весь этотъ слой ограниченъ снаружи тонкою кутикулярною оболочкою, составляющею membrana limitans, которая простирается, какъ кажется, до краевъ cristae и не распространяется на плоскій эпителій полукружнаго канала. Нижній слой (фиг. 152, 2) состоитъ изъ овальныхъ клѣтокъ, сближенныхъ весьма тѣсно другъ съ другомъ и вклинивающихся отчасти между нижними концами клѣтокъ верхняго слоя.

Изслѣдованіе окончаній нерва на такихъ, не вполнѣ развитыхъ, cristae чрезвычайно затруднительно. Изоляція элементовъ, механическимъ путемъ, почти что невозможна; поэтому мнѣ приходилось, для изслѣдованія гистологическаго строенія, пользоваться тонкими разрѣзами, на которыхъ иногда клѣтки сами собою раздвигаются и представляютъ, хотя не совсѣмъ удовлетворительные, но довольно сносные препараты; на нихъ можно прослѣдить, если не связь элементовъ съ нервами, то во всякомъ случаѣ ходъ нервнаго волоконца. Нервныя волоконца, изъ которыхъ состоитъ акустическій нервъ, въ этой стадіи развитія (фиг. 150)

еще значительно отличаются отъ дефинитивныхъ волоконецъ. Онѣ представляютъ тонкія нити съ веретенообразными утолщеніями по срединѣ. Въ этихъ утолщеніяхъ находятся ядра и ядрышки и, такъ какъ утолщенія представляютъ и по окраскѣ, и по формѣ совершенную тождественность съ ганглiозными клѣтками, то волокна являются только какъ нитевидныя удлинненія ганглiозной клѣтки съ одной стороны къ центру (ганглію), съ другой къ концевому аппарату (crista). Я долженъ замѣтить что N. acusticus представляетъ наиболѣе удобный объектъ для изслѣдованія развитія нервныхъ волоконецъ, по крайней мѣрѣ въ этой стадіи развитія. Ганглiозныя утолщенія (клѣтки) лежатъ въ различныхъ волоконцахъ на различномъ разстояніи отъ центральнаго конца; я не могу сказать опредѣленно, находится ли на волоконцѣ одно или нѣсколько такихъ утолщеній, такъ какъ волоконца обыкновенно лежатъ довольно скучено и закрываются другъ другомъ. Въ crista acustica входятъ только тонкіе концы нервныхъ волоконъ. Они проходятъ черезъ нижній слой клѣтокъ и я могъ ихъ прослѣдить до верхняго (фиг. 152), гдѣ они подходятъ къ клѣткамъ и, какъ мнѣ кажется, соединяются съ основною закругленною частью послѣднихъ. На препаратахъ, на которыхъ верхнія клѣтки раздвинуты, мнѣ нѣсколько разъ попадались такія клѣтки, гдѣ эта связь была, казалась довольно явственна. На нѣкоторыхъ препарахъ, хорошо сохраненныхъ, въ позднихъ стадіяхъ развитія видны короткіе волоски, идущіе отъ клѣтокъ наружнаго слоя.

Во время позднихъ стадій развитія (C, D) въ полукружныхъ каналахъ появляются *отолиты.* Они имѣютъ форму шарообразныхъ тѣлецъ съ концентрическимъ сложеніемъ. Отъ центра отолита отходятъ тонкія радіальныя струйки къ периферіи его.

3. ОРГАНЪ ОБОНЯНІЯ.

Во время эмбріональнаго развитія органъ обонянія представляетъ двѣ плоскія ямки, лежащія на переднемъ концѣ тѣла зародыша (фиг. 84). Къ концу эмбріональнаго періода развитія обонятельныя ямки раздвигаются, образующимися впереди ихъ и между ними, предротовыми буграми. Вслѣдствіе этого обонятельныя ямки принимаютъ болѣе боковое положеніе, хотя находятся все таки на переднемъ концѣ тѣла. Впослѣдствіи, когда передняя часть головы удлиняется и заостряется, органы обонянія переходятъ на спинную сторону головы и принимаютъ такимъ образомъ свое дефинитивное положеніе. Форма обонятельныхъ ямокъ сначала овальная; въ довольно раннюю стадію развитія (между A и B) на днѣ ихъ образуется отростокъ, который, по мѣрѣ развитія стерляди, выростаетъ и раздѣляетъ полость ямокъ на двѣ части, сообщающіеся между собою по срединѣ (фиг. 87, 89). Это раздѣленіе провизорно. Въ болѣе поздія стадіи развитія (у трехнедѣльной стерляди) перегородка становится ниже (фиг. 137) а у трехмѣсячной стерляди она незамѣтна. Въ замѣнъ ея, на днѣ обонятельныхъ ямокъ образуются радіально расположенныя вертикальныя перегородки, одѣтыя снаружи складками обонятельнаго эпителія и встрѣчающіяся, какъ извѣстно, и у взрослыхъ стерлядей. Я думаю, что, первоначально образующаяся, перегородка представляетъ также ничто иное, какъ одну изъ первыхъ появляющихся перегородокъ служащихъ впослѣдствіи для увеличенія поверхности обонятельнаго органа. Кромѣ этихъ измѣненій формы обонятельныхъ ямокъ, касающихся дна ихъ, въ поздніа стадіи развитія происходятъ измѣненія краевъ, ведущія въ концѣ концовъ къ раздѣленію каждаго отверстія ямки на два. Это раздѣленіе совершается очень просто. Обонятельная ямка

удлиняется, становится уже вслѣдствіе чего края ея нѣсколько сближаются (фиг. 91 Olf). Посрединѣ отверстія ямки края ея даютъ другъ къ другу отростки. Въ стадіи C—D эти отростки еще не сходятся и нераздѣляютъ отверстія на двѣ части, но безъ сомнѣнія срастаніе ихъ въ болѣе позднія стадіи обусловливаетъ раздѣленіе каждой ноздри на двѣ части.

Обонятельные органы по своему происхожденію значительно отличаются отъ другихъ органовъ чувствъ (или частей этихъ органовъ), образующихся изъ экзодерма: слуховаго органа и линзы, такъ какъ въ образованіи обонятельныхъ ямокъ принимаютъ участіе оба слоя экзодерма. тогда, какъ слуховые пузырьки и линза образуются только изъ нижняго слоя этого зародышеваго листа. На днѣ обонятельной ямки оба слоя ея утолщаются и въ стадіи B представляютъ слѣдующее строеніе: Верхній слой состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ (фиг. 120 Evlf) съ закругленнымъ и нѣсколько заостряющимся нижнимъ концомъ. Клѣтки различной величины, и нѣкоторыя изъ нихъ проходятъ черезъ всю толщу обонятельной оболочки, дѣлаются тоньше посрединѣ и расширяются къ основанію; такія клѣтки верхняго слоя попадаются однако довольно рѣдко. Между клѣтками нижняго слоя можно различать двѣ формы. Однѣ изъ нихъ коротки, почти цилиндрической формы и заострены кверху: по направленію къ верхнему слою обонятельной оболочки; другія имѣютъ веретенообразную форму и тонкимъ своимъ концомъ проходятъ вверхъ, къ верхнему слою, и ложатся въ промежуткахъ между цилиндрическими клѣтками этого слоя. Первыя изъ этихъ клѣтокъ составляютъ основныя клѣтки; во вторыхъ легко узнать нитевидныя клѣтки, которыя по всей вѣроятности и представляютъ зачатки будущихъ концевыхъ аппаратовъ обонятельнаго нерва. Къ сожалѣнію мнѣ не удалось прослѣдить развитіе обонятельнаго нерва. Ни на

одномъ изъ разрѣзовъ я не видѣлъ зачатковъ его и не могу поэтому даже опредѣлить времени, когда онъ образуется.

Нѣсколько мѣсяцевъ тому назадъ *Мильнесъ Маршаль* (¹), основываясь на своихъ изслѣдованіяхъ о развитіи обонятельнаго нерва и обонятельныхъ ямокъ у нѣкоторыхъ позвоночныхъ животныхъ (Elasmobranchiae, курица, Аксолотль, форель и др.), пришелъ къ выводу: что обонятельныя органы суть ничто иное какъ переднія глоточныя щели и что Шнейдорова оболочка гомологична жабрамъ (loc. cit. стр. 330). Развитіе обонятельнаго органа у стерлядей представляетъ факты, и въ пользу этой теоріи, и противъ нея. Въ пользу этой теоріи говоритъ способъ развитія обонятельныхъ органовъ, отличный отъ развитія всѣхъ остальныхъ органовъ чувствъ, берущихъ начало изъ экзодерма. На этотъ пунктъ *Маршалемъ* было обращено мало вниманія, хотя онъ заслуживаетъ болѣе подробнаго изслѣдованія, и объектомъ для такого изслѣдованія могли бы служить тѣ позвоночныя, у которыхъ, какъ и у стерлядей, слуховой пузырекъ и линза образуются изъ одного нижняго слоя экзодерма, напр. амфибіи. Я указалъ уже выше, что органы обонянія у стерлядей, въ отличіе отъ остальныхъ органовъ чувствъ, образуются изъ обоихъ слоевъ экзодерма и въ этомъ отношеніи они вполнѣ соотвѣтствуютъ, по своему образованію углубленіямъ экзодерма, изъ которыхъ образуются жаберныя щели. Противъ Маршалевской теоріи, говоритъ раннее появленіе обонятельныхъ ямокъ, сравнительно съ жабрами. Въ стадіи А (фиг. 121), когда жаберныхъ щелей еще совсѣмъ нѣтъ, а существуютъ только соотвѣтственныя имъ углубленія экзодерма, — обонятельныя ямки имѣютъ уже зна-

(¹) *Milnes Marshall.* Morphology of the vertebrate olfactory organ Quarterly Journ. of microscop. sec. July 1879.

чительные размѣры, чего у другихъ изслѣдованныхъ *Маршалемъ* позвоночныхъ не бываетъ. Наконецъ, существеннымъ отличіемъ обонятельныхъ ямокъ отъ жаберныхъ щелей служитъ то, что образованію жаберныхъ щелей предшествуетъ появленіе мѣшкообразныхъ выростовъ глоточной полости (жаберные мѣшки), тогда какъ противъ обонятельныхъ ямокъ ихъ не образуется. На этомъ основаніи, оставаясь нейтральнымъ относительно теоріи Маршаля, я думаю, что она требуетъ для своего подтвержденія болѣе обстоятельнаго изслѣдованія метамеріи головы у различныхъ высшихъ и низшихъ позвоночныхъ животныхъ.

4. Слизистыя сумки.

О развитіи слизистыхъ сумокъ я могу сказать немного. Онѣ образуются только къ концу третьей недѣли, т. е. около того періода, когда исчезаетъ желтокъ въ пищеварительномъ каналѣ, которымъ періодомъ заканчиваются мои изслѣдованія. Поэтому я могу сообщить только о началѣ образованія этихъ интересныхъ органовъ.

Слизистыя сумки образуются изъ верхняго зародышеваго листа и сходны съ другими органами чувствъ въ томъ отношеніи, что въ образованіи ихъ принимаетъ участіе только нижній слой этого листа. Въ стадіи, промежуточной между C и D, на головѣ стерляди можно уже снаружи (подъ микроскопомъ) замѣтить маленькія ямочки, которыя, на продольныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ, оказываются зачатками слизистыхъ ямокъ. Онѣ появляются разомъ на всей головѣ и отстоятъ другъ отъ друга на очень незначительныхъ разстояніяхъ. Изслѣдованіе поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ, окрашенныхъ гематоксилиномъ, показываетъ, что ямочки образуются вслѣдствіе углубленія нижняго слоя экзодер-

ма. Эти углубленія въ головѣ очень неглубоки, состоятъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ и наполнены однороднымъ веществомъ (вѣроятно въ живомъ состояніи жидкостью), окрашивающимся также въ блѣдносиній цвѣтъ. На усикахъ, гдѣ слизистыя сумки у взрослой стерляди чрезвычайно сильно развиты, въ этой стадіи развитія находятся также болѣе глубокія и болѣе многочисленныя сумки, по своей структурѣ не отличающіеся однако ничѣмъ отъ сумокъ головы.

ГЛАВА X.

РАЗВИТІЕ ВНУТРЕННЯГО СКЕЛЕТА.

Въ образованіи внутренняго скелета принимаютъ участіе слѣдующія части: 1) chorda dorsalis 2) скелетородный слой и соотвѣтственныя ему головныя пластинки 3) висцеральныя дуги, которыя, дифференцируясь на различныя образованія (мышцы кровеносныя сосуды), даютъ также начало скелету жаберныхъ дугъ и челюстей и наконецъ 4) мезодермъ переднихъ и заднихъ парныхъ плавниковъ, принимающій участіе въ образованіи ихъ скелета (скелетъ переднихъ и заднихъ оконечностей). Такъ какъ chorda dorsalis образуется у стерлядей изъ средняго зародышеваго листа, а относительно мезодермальнаго происхожденія остальныхъ частей скелета не можетъ быть никакого сомнѣнія, то мы можемъ сказать, что весь внутренній скелетъ слерляди образуется исключительно на счетъ мезодерма.

1. CHORDA DORSALIS.

Въ эмбріональномъ развитіи chordae dorsalis слѣдуетъ отмѣтить два существенныхъ явленія: 1) сплющиваніе клѣтокъ ея зачатка въ продольномъ направленіи и 2) образованіе вакуоль, которыя сливаются вмѣстѣ и, наполняя клѣтку, мало по малу оттѣсняютъ протоплазму ея къ периферіи [1]. Вслѣдствіе этого, уже во время эмбріональнаго развитія ткань хорды состоитъ какъ бы изъ перекладинъ (остатки протоплазмы первичныхъ клѣтокъ хорды), между которыми находится полужидкое, неокрашивающееся однородное вещество (ср. фиг. 62 и 63 ч. I). Оба указанныя сейчасъ измѣненія развивающейся хорды имѣютъ значительный морфологическій интересъ по сравненію съ развитіемъ хорды другихъ животныхъ. Сплющиванье ея клѣтокъ въ продольномъ направленіи ведетъ къ такой формѣ хорды, которая совершенно соотвѣтствуетъ хордѣ амфіокса. Такъ называемые поперечные кружки хорды амфіокса соотвѣтствуютъ сплющеннымъ клѣткамъ эмбріональной хорды стерлядей. Образованіе вакуолъ въ клѣткахъ хорды представляетъ начало дефинитивнаго развитія этого органа, переходъ отъ амфіоксообразной хорды къ дефинитивной, въ которой клѣтчатые элементы превращаются въ перекладины, раздѣленныя другъ отъ друга прозрачнымъ однороднымъ веществомъ. Въ взросломъ состояніи хорда состоитъ изъ двухъ частей: 1) изъ центральнаго студенистаго вещества и 2) изъ оболочки, въ которой также можно различать два слоя: внут-

---

[1] У костистыхъ рыбъ можно различать тѣже два момента при развитіи хорды (см. Götte Beiträge zur vergl. Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere Archiv. f. micr. Anatomie Bd. XV стр. 113 и Entw. der Unke стр. 415.

ренній волокнистый и наружный однородный—tunica elastica externa (*Лейдигъ*) ([1]). У только что вылупившейся стерляди хорда состоитъ только изъ одного студенистаго вещества, не имѣетъ еще оболочекъ, изъ которыхъ волокнистая образуется только послѣ исчезанія желтка въ пищеварительномъ каналѣ, эластическая же начинаетъ развиваться гораздо раньше. Развитіе волокнистой оболочки я не могъ изслѣдовать, за неимѣніемъ матеріала, и опишу здѣсь только развитіе эластичной оболочки и измѣненія студенистаго вещества хорды, которыя происходятъ въ первыя три недѣли пост-эмбріональнаго развитія.

Студенистое вещество хорды у вылупившейся стерляди состоитъ, какъ и у взрослой, изъ перекладинъ, между которыми скопляется прозрачное вещество. Въ этомъ отношеніи я вполнѣ могу подтвердить изслѣдованія *Гётте* ([2]), въ противуположность *Лейдигу*, полагающему что студенистое вещество состоитъ изъ большихъ прозрачныхъ клѣтокъ ([3]). Разница въ строеніи хорды вылупившейся стерляди и взрослой состоитъ въ томъ, что у вылупившейся, перекладины состоятъ изъ нѣжной протоплазмической массы, тогда какъ у взрослой онѣ болѣе тверды и не представляютъ сходства съ протоплазмой. Изученіе раннихъ стадій развитія студенистаго вещества чрезвычайно важно, для уясненія природы перекладинъ. Изъ исторіи развитія хорды ясно, что перекладины составляютъ остатки протоплазмы первичныхъ хордальныхъ клѣтокъ. Во время первой

([1]) *Leydig*. Anatom. hystolog. Untersuchungen über Fische u. Reptilien 1853 стр. 3 и 4.

([2]) *Götte*. Beiträge zur vergl. Morph. des Skeletsystem (Arch. f. micr. An. Bd. XV).

([3]) loc. cit. стр. 4.

недѣли пост-эмбріональнаго развитія (стадіи A—B) клѣтки хорды сохраняютъ еще тотъ характеръ, который онѣ имѣли у зародышей. Онѣ скопляются главнымъ образомъ по краямъ поперечнаго разрѣза (фиг. 102 Ch); здѣсь онѣ расширены, имѣютъ большею частью трехъугольную форму и вытягиваются въ отростокъ, который направляется къ центру, для соединенія съ такими же отростками другихъ клѣтокъ. Эти отростки и составляютъ зачатки будущихъ перекладинъ. Въ центральной части хорды также еще находятся клѣтки, которыя лежатъ въ мѣстахъ сліянія отростковъ; но ихъ гораздо меньше, чѣмъ на периферіи. Периферическія клѣтки дѣлятся, какъ это видно на одной изъ клѣтокъ рисунка. *Гетте* (¹) рисуетъ примѣрно такую же стадію развитія хорды, какъ сейчасъ описана (фиг. 7 и 8 lcc. cit.) изъ стерляди $1\frac{1}{2}$ Cm. длины, но рисуетъ также оболочку вокругъ хорды. Въ описываемой стадіи развитія оболочки не существуетъ; въ стадіи же болѣе поздней, когда образуется оболочка (фиг. 103 Chsch), характеръ перекладинъ измѣняется на столько, что онѣ не похожи уже на тѣ, которыя нарисованы у Гетте. Въ этой послѣдней стадіи развитія, промежуточной между B и C, вся внутренняя часть хорды состоитъ изъ рѣзко очерченныхъ перекладинъ, похожихъ уже на дефинитивныя. Клѣтокъ между ними встрѣчается чрезвычайно мало и онѣ большею частью находятся на периферіи или возлѣ периферіи поперечнаго разрѣза. Въ центральной части промежутки между перекладинами больше, чѣмъ въ периферической. На периферіи разрѣза скопляется слой протоплазмическихъ клѣтокъ, не заключающихъ совершенно вакуолъ; этотъ слой Гетте называетъ протоплаз-

(¹) Arch. für microsc. Anatomie Bd. XV стр. 443.

мическимъ корковымъ слоемъ. Въ описываемой стадіи развитія онъ гораздо больше объособленъ, чѣмъ въ предыдущей и въ той, которую рисуетъ Гетте. Клѣтки этого слоя плоски и снабжены ядрами; границы между ними видны не явственно (на рисункѣ эти ядра видны не ясно, такъ какъ рисунокъ сдѣланъ изъ препарата окрашеннаго одной только осміевой кислотой). Сравнивая эту стадію развитія съ предыдущей, можно убѣдиться, что корковый протоплазмическій слой происходитъ изъ периферическихъ клѣтокъ предыдущей стадіи развитія. Отношеніе перекладинъ къ периферическому слою въ этой стадіи остается тоже, что и въ предыдущей, хотя форма соединенія ихъ съ клѣтками периферическаго слоя нѣсколько иная. Перекладины, подходя къ клѣткамъ, расширяются весьма мало и не составляютъ такого непосредственнаго продолженія периферическихъ клѣтокъ, какъ это было въ предыдущей стадіи развитія, такъ какъ клѣтки въ этой стадіи развитія теряютъ свою треугольную форму, сплющиваются и составляютъ непрерывный и болѣе объособленный слой.

Протоплазмическій корковый слой имѣетъ весьма важное значеніе для хорды. Онъ представляетъ зачатокъ периферическаго клѣточнаго слоя ея, который, по расположенію своихъ клѣтокъ, можетъ быть названъ *эпителіальнымъ*. Такъ какъ въ хордѣ взрослыхъ стерлядей ячеистыя элементы являются почти исключительно въ видѣ этого эпителіальнаго слоя, въ центрѣ хорды ихъ почти нѣтъ), то значеніе эпителіальнаго слоя для жизнедѣятельности хорды имѣетъ чрезвычайно важное значеніе. *Гетте* (¹) совершенно справедливо приписываетъ этому слою существенную роль при выростаніи хорды

(¹) loc. cit. стр. 444.

и считаетъ его главнымъ участникомъ при образованіи новыхъ перекладинъ на периферіи хорды. Я думаю, что кромѣ этой роли, периферическій слой принимаетъ дѣятельное участіе въ образованіи волокнистой оболочки хорды. Ниже я приведу доводы въ пользу этого предположенія.

Въ описываемой стадіи развитія (фиг. 103) вокругъ хорды образуется тонкая безструктурная оболочка. По своему положенію относительно мезодерма, она соотвѣтствуетъ эластической оболочкѣ хорды. Толщина ея равняется примѣрно толщинѣ эпителіальнаго слоя. Она совершенно однородна и плотно прилегаетъ къ мезодерму (скелетородному слою) (фиг. 103 Chsch). На поперечныхъ разрѣзахъ, въ большинствѣ случаевъ, хорда отдѣлена отъ эластической оболочки довольно яснымъ промежуткомъ, а въ нѣкоторыхъ случаяхъ хорда совсѣмъ выпадаетъ изъ разрѣза; оболочка же, лежащая вокругъ нея, всегда остается въ связи съ мезодермомъ. Я не думаю конечно, чтобы промежутокъ между эластическою оболочкою и хордою составлялъ нормальное явленіе, — онъ является весьма вѣроятно вслѣдствіе сжиманія хорды въ спирту, но отдѣленіе хорды отъ оболочки указываетъ на недостаточную связь обѣихъ этихъ образованій. Съ другой стороны тѣсная связь эластической оболочки съ скелетороднымъ слоемъ, связь, которая не нарушается и впослѣдствіи, когда въ скелетородномъ слоѣ образуются хрящевыя дуги, говоритъ въ пользу генетической связи между мезодермомъ и tunica elastica externa. Эластическая оболочка есть несомнѣнно кутикулярное образованіе; въ пользу этого говоритъ ея структура. Какъ кутикулярное выдѣленіе, она можетъ происходить или изъ клѣтокъ хорды, или изъ клѣтокъ мезодерма. Въ пользу перваго предположенія фактовъ несуществуетъ; напротивъ трудно себѣ представить кутикулярную оболочку, которая

бы послѣ своего образованія потеряла бы связь съ клѣтками выдѣлившими ее и росла бы на счетъ смежной ткани. Въ пользу образованія изъ скелетороднаго слоя говоритъ 1) указанная выше связь эластической оболочки съ этимъ слоемъ и 2) существованіе въ предыдущей стадіи (фиг. 102) и даже въ эмбріональныхъ стадіяхъ развитія, тонкой кутикулярной оболочки, ограничивающей полость скелетороднаго слоя, въ которой лежитъ хорда. Эта пограничная оболочка очень тонка, но въ существованіи ея легко можно убѣдиться на такихъ разрѣзахъ, на которыхъ хорда выпала. Она также безструктурна, какъ и эластическая оболочка, и отличается отъ послѣдней только меньшей толщиной, что совершенно понятно, если мы примемъ происхожденіе эластической оболочки изъ скелетороднаго слоя.

Эпителіальный слой хорды, въ слѣдующія стадіи развитія, еще болѣе сплющивается, чѣмъ въ только что описанной. У трехнедѣльныхъ и трехмѣсячныхъ стерлядей его довольно трудно видѣть на разрѣзахъ; для этого необходимы очень тонкіе разрѣзы. На такихъ разрѣзахъ эпителій является въ видѣ тонкаго слоя маленькихъ клѣточекъ (фиг. 104 и 158 A Ech), имѣющихъ форму цилиндровъ съ заостренными концами, къ которымъ прикрѣпляются перекладины хорды. Границъ между клѣтками я не видѣлъ, такъ какъ и самыя клѣтки такъ малы, что при 7-й сист. Гартн. онѣ имѣютъ величину, представленную на фиг. 158 A. Этотъ слой могъ бы быть совершенно незамѣченъ, если бы изслѣдовать хорду только въ этихъ стадіяхъ развитія, не обращаясь къ хордѣ взрослыхъ стерлядей. Только послѣ наблюденія эпителія вполнѣ развитой хорды, можно убѣдиться въ существованіи такихъ же эпителіобразныхъ клѣтокъ у трехмѣсячныхъ и трехнедѣльныхъ стерлядей. У взрослой стерляди эпителіальный слой, сравнительно съ толщиною хорды,

также очень малъ. Онъ состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ, расширенныхъ на свободныхъ концахъ, обращенныхъ къ центру хорды, и снабженныхъ овальными ядрами. Съ свободными концами каждой клѣтки, или группы ихъ, соединяются перекладины хорды, которыя, какъ указано уже Гетте, гораздо многочисленнѣе и раздѣлены гораздо меньшими промежутками, чѣмъ въ срединѣ. На этихъ периферическихъ перекладинахъ находятся расширенія съ ядрами внутри, которыя составляютъ вакуолизированныя утолщенія молодыхъ клѣтокъ хорды. Периферическія части клѣтокъ всѣ связаны между собою такъ, что образуютъ на периферіи тонкій прозрачный слой; этотъ слой вѣроятно и былъ принятъ *Келликеромъ* за tunica elastica interna, которой ни одинъ изъ позднѣйшихъ наблюдателей не видѣлъ. Связь клѣтокъ между собою видна чрезвычайно ясно, и меня удивляетъ какъ объ ней не упоминаетъ ни одинъ изъ прежнихъ наблюдателей. Особенно отчетливо видно соединеніе эпителіальныхъ клѣтокъ на оторванныхъ клѣткахъ поперечнаго разрѣза, если конечно разрѣзъ проходитъ только черезъ одинъ слой клѣтокъ; тогда можно видѣть, что каждая клѣтка въ своей основной части нѣсколько расширяется и непосредственно соединяется, безъ границъ, съ расширеніемъ смежной клѣтки.

Возвращаясь къ хордѣ трехмѣсячной стерляди, мы видимъ, что и у нея нетрудно отыскать эпителіальный слой, который и описанъ выше. У трехмѣсячныхъ стерлядей онъ толще чѣмъ у трехнедѣльныхъ, поэтому и замѣтнѣе. Перекладины хорды непосредственно соединяются на периферіи съ эпителіальнымъ слоемъ; здѣсь онѣ являются въ видѣ тонкихъ пластинокъ, отдѣленныхъ другъ отъ друга маленькими промежутками. По направленію къ центру, промежутки становятся все больше и больше; въ самомъ центрѣ, у трех-

мѣсячной стерляди, можно замѣтить темное пятно неправильной формы, къ которому сходятся отъ периферіи перекладины. При ближайшемъ изслѣдованіи это пятно оказывается состоящимъ изъ, слипшихся между собою, нѣсколькихъ перекладинъ. Это центральное уплотненіе ткани хорды извѣстно уже давно, подъ именемъ поперечной или вертикальной связки хорды у взрослыхъ осетровыхъ рыбъ. *Молэнъ* описалъ въ центрѣ его каналъ, который проходитъ у стерляди черезъ всю хорду ([1]) *Лейдигъ* ([2]) отрицаетъ существованіе этого канала и считаетъ его за искуственное образованіе, происходящее вслѣдствіе дѣйствія спирта. У трехмѣсячныхъ стерлядей я этого канала не видѣлъ. Онъ видѣнъ однако отлично у взрослыхъ стерлядей, оплотненныхъ въ хромовой кислотѣ и спирту. Границы его до такой степени рѣзки, что едва ли можно его принять за продуктъ дѣйствія спирта. На разрѣзахъ этотъ каналъ имѣетъ форму поперечной щели, ограниченной сжатыми и тѣсно соединенными другъ съ другомъ перекладинами. *Гетте* ([3]) совершенно справедливо замѣчаетъ, что центральная связка хорды происходитъ вслѣдствіе сдавливанія старыхъ и отжившихъ центральныхъ перекладинъ хорды молодыми, периферическими перекладинами. На хордѣ взрослыхъ стерлядей можно очень легко прослѣдить процессъ образованія связки и убѣдиться въ справедливости мнѣнія *Гетте*. Центральная часть связки, ограничивающая непосредственно центральный каналъ хорды, состоитъ изъ тѣсно сближенныхъ, какъ бы спрессованныхъ перекладинъ; по мѣрѣ удаленія отъ центра, между перекладинами являются промежутки, и наконецъ у са-

---

([1]) Sitzungsber. des mat.-naturwiss. Classe der Wiener. Academie Bd. VII.
([2]) Anat. hyst. Untersuch. der Fische u. Reptillen.
([3]) loc. cit. стр. 444.

маго края связки встрѣчаются уже полости различной величины, ограниченныя перекладинами.

Образованіе волокнистой оболочки хорды я не могъ прослѣдить, такъ какъ она появляется послѣ трехъ первыхъ недѣль развитія, а у трехмѣсячной стерляди уже довольно сильно развита (фиг. 158 и 158 A, Chs). Я сообщу только нѣкоторые факты, касающіеся ея структуры, которыя нѣсколько разъясняютъ ея происхожденіе. Волокнистая оболочка состоитъ изъ массы переплетенныхъ между собою волоконецъ, направленіе которыхъ въ различныхъ частяхъ ея различно. Въ наружной части однѣ волокна проходятъ въ радіальномъ направленіи, другія параллельно поверхности. Внутренняя же часть волокнистой оболочки состоитъ исключительно изъ блѣдныхъ волоконецъ, идущихъ исключительно въ радіальномъ направленіи отъ центра и, на извѣстной толщѣ хорды, исчезающихъ изъ виду. Слѣдя за расположеніемъ этихъ волоконъ на неокрашенныхъ и на окрашенныхъ препаратахъ, можно замѣтить, что расположеніе ихъ и даже толщина совершенно соотвѣтствуетъ расположенію и толщинѣ клѣтокъ эпителіальнаго слоя хорды. На тонкихъ препаратахъ это соотвѣтствіе чрезвычайно поразительно. На основаніи такой структуры и на основаніи того, что внутреннія части волокнистой оболочки гораздо нѣжнѣе и прозрачнѣе, чѣмъ наружныя, я думаю, что волокнистая оболочка составляетъ продуктъ выдѣленія клѣтокъ эпителіальнаго слоя хорды. Въ пользу этого предположенія говоритъ также и существованіе tunica elastica externa, которая не допускаетъ возможности выдѣленія волокнистой оболочки тою же тканью, которою выдѣляется она сама. Выдѣленіе, если бы оно было со стороны мезодерма, не могло бы проникать черезъ упругую tunica elastica externa, также какъ и съ другой стороны образованіе этой послѣдней обо-

лочки изъ клѣтокъ эпителія хорды немыслимо при существованіи между нею и эпителіемъ такой толстой оболочки, какъ волокнистая. Обѣ оболочки хорды, разныя по своему строенію, должны также составлять и продукты выдѣленія разныхъ тканей.

Если мнѣніе относительно разнаго происхожденія волокнистой оболочки и elastica externa справедливо, то обѣ эти оболочки нельзя ставить въ одну категорію, обозначая ихъ однимъ именемъ внутренняго влагалища хорды (innere Chordascheide), какъ это дѣлается въ настоящее время. Ни у одного изъ позвоночныхъ животныхъ, исключая хрящевыхъ ганоидъ и вѣроятно циклостомъ не существуетъ этихъ двухъ оболочекъ вмѣстѣ; у другихъ рыбъ (селахій, костистыхъ) существуетъ всегда одна оболочка, которую обозначаютъ подъ именемъ кутикулярной оболочки хорды, въ отличіе отъ ячеистой оболочки или ячеистаго влагалища, представляющаго у нихъ собственно зачатокъ тѣлъ позвонковъ. Изъ этого слѣдуетъ, что одна изъ оболочекъ хорды стерляди и вообще хрящевыхъ ганоидъ, должна представлять образованіе исключительно свойственное этимъ только рыбамъ, другая же можетъ быть гомологична кутикулярной оболочкѣ селахій и костистыхъ рыбъ. Сравнивая волокнистую оболочку и elastica externa съ кутикулярной оболочкой хорды селахій и костистыхъ рыбъ не трудно убѣдиться, что послѣдняя и составляетъ гомологъ кутикулярной оболочки. Доказательства этому слѣдующія: 1) Tunica elastica externa появляется у стерлядей въ такой же раннiй періодъ развитія, какъ и кутикулярная оболочка селахій и костистыхъ рыбъ, а именно въ то время, когда еще не существуетъ ни хрящевыхъ дугъ, ни зачатка тѣлъ позвонковъ (у селахій и костистыхъ). Способъ ея происхожденія у послѣднихъ не

выясненъ и, хотя Гетте (¹) и говоритъ, что она образуется какъ выдѣленіе хорды, но онъ основывается на слишкомъ слабыхъ доводахъ, а именно на томъ, что эта оболочка „не граничитъ снаружи ни съ какимъ ячеистымъ слоемъ" и что „наружный контуръ ея гораздо рѣзче внутренняго, обращеннаго къ хордѣ". Что касается послѣдняго изъ этихъ доводовъ, то рисунки *Гетте* (фиг. 13 и 14, Taf. XXIX loc. cit) служатъ ему яснымъ опроверженіемъ, такъ какъ внѣшній контуръ кутикулярной оболочки также рѣзокъ, какъ и внутренній. Утверждая, что кутикулярная оболочка не граничитъ ни съ какимъ ячеистымъ слоемъ, Гетте забываетъ, что снаружи ея находится скелетородный слой, который можетъ выдѣлять кутикулярную оболочку, также какъ и хорда. 2) Структура кутикулярной оболочки и elastica externa одинакова; вѣроятно даже толщина ея мало разнится отъ толщины эластической оболочки. Отсюда мы можемъ заключить, что кутикулярная оболочка хорды селахій и костистыхъ рыбъ гомологична наружной оболочкѣ хорды—эластической оболочкѣ—ганоидъ, и что эта оболочка есть примитивная кутикулярная оболочка. Волокнистая оболочка есть вторичная кутикулярная оболочка и существуетъ только у такихъ рыбъ у которыхъ не образуются тѣла позвонковъ (ганоиды и циклостомы) (²) и отсутствуетъ (не развивается) у такихъ рыбъ (костистыхъ рыбъ и селахій) у которыхъ тѣла позвонковъ существуютъ.

2. ПОЗВОНОЧНЫЙ СТОЛБЪ.

Позвоночникъ у хрящевыхъ ганоидъ состоитъ, (кромѣ хорды) какъ извѣстно, только изъ отдѣльныхъ верхнихъ

(¹) Arch. für microsc. Anatomie Bd. XV стр. 467.
(²) Ibid. стр. 317.

нижнихъ дугъ. Тѣлъ позвонковъ у нихъ не существуетъ. Причиною такого низкаго состоянія позвоночника служитъ то, что у хрящевыхъ ганоидъ не существуетъ зачатка для образованія тѣлъ позвонковъ, являющагося у селахій въ видѣ такъ называемой скелетородной оболочки хорды. Этой оболочки у стерлядей не существуетъ и въ зачаткѣ ни въ одинъ періодъ ихъ развитія; поэтому, говоря о развитіи позвоночника у стерлядей, мы можемъ говорить только о развитіи верхнихъ и нижнихъ дугъ позвонковъ.

Позвоночныя дуги образуются изъ скелетороднаго слоя, помѣщающагося съ обѣихъ сторонъ между хордою и мускульными пластинками. О развитіи этого слоя мы говорили уже въ 1-й части этого сочиненія. Въ продолженіи пост-эмбріональнаго развитія онъ имѣетъ тоже положеніе, какъ и во время эмбріональнаго, но представляетъ нѣкоторыя структурныя измѣненія, состоящія главнымъ образомъ въ увеличеніи межклѣтнаго вещества и въ образованіи отростковъ отъ клѣтокъ. Въ стадіи A и промежуточной между A и B (фиг. 102 Scsch) клѣтки скелетороднаго слоя имѣютъ большею частью трехъугольную форму и удлиняются въ каждомъ углѣ въ тонкія отростки. Вслѣдствіе этого ткань скелетороднаго слоя получаетъ сходство съ студенистой соединительной тканью.

Начало образованія хрящевыхъ дугъ относится къ стадіи промежуточной между B и C (фиг. 103). Въ это время начинаются приготовительныя измѣненія для превращенія скелетороднаго слоя въ хрящъ. Клѣтки этого слоя теряютъ свои отростки, стягиваются и принимаютъ овальную форму. При этомъ, по всей вѣроятности, происходитъ дѣятельное размноженіе клѣтокъ, такъ какъ въ этой стадіи развитія ткань скелетороднаго слоя гораздо богаче клѣтками, чѣмъ прежде. Межклѣтное вещество, находящееся въ настоящее

время въ зачаткахъ дугъ (фиг. 103 оb), не представляетъ никакихъ измѣненій сравнительно съ предыдущею стадіею развитія. Зачатки дугъ имѣютъ въ поперечномъ разрѣзѣ формы трехъугольниковъ, лежащихъ основаніями на хордѣ, верхушками обращенныхъ вверхъ, къ спинному мозгу. Они простираются въ описываемой стадіи развитія весьма невысоко и достигаютъ примѣрно границы нижней четверти разрѣза спиннаго мозга. Хотя образованіе верхнихъ и нижнихъ дугъ происходитъ одновременно и измѣненія, которыя мы видимъ въ верхней части скелетороднаго слоя надъ хордою, встрѣчаются также и подъ хордою, но величина верхнихъ и нижнихъ дугъ представляетъ однако довольно значительную разницу; нижнія дуги гораздо меньше верхнихъ. Онѣ располагаются съ обѣихъ сторонъ аорты, между послѣднею и мускульными пластинками. Форму ихъ опредѣлить въ настоящее время трудно, такъ какъ она главнымъ образомъ опредѣляется сосѣдними частями, и, такъ какъ хондрификація скелетороднаго слоя въ этой стадіи только начинается, то ясныхъ границъ, особенно съ нижней стороны, зачатки нижнихъ дугъ не представляютъ.

То же отсутствіе границъ встрѣчается даже и у трехнедѣльной стерляди, гдѣ зачатки дугъ позвонковъ представляютъ уже болѣе ясно выраженную хрящевую ткань (фиг. 104 Оb). Гистологическія измѣненія въ этой стадіи заключаются въ увеличеніи прозрачнаго межклѣтнаго вещества. Если сравнить хрящъ позвоночника въ этой стадіи съ хрящемъ черепа и висцеральныхъ дугъ, то степень развитія его въ головной части далеко выше, чѣмъ въ позвоночникѣ. Въ хрящѣ черепа межклѣтное вещество твердо, клѣтки помѣщаются въ ясно очерченныхъ альвеолахъ, тогда какъ въ позвоночникѣ онѣ даже по формѣ не рѣзко отличаются отъ клѣтокъ остальной массы скелетороднаго слоя; нѣкоторыя

изъ нихъ имѣютъ еще отростки и являются биполярными. Границы верхнихъ дугъ и въ этой стадіи рѣзче, чѣмъ нижнихъ. Это зависитъ главнымъ образомъ отъ того, что верхнія дуги ограничены съ боковъ, снизу и сверху ясно очерченными контурами спинномозговыхъ гангліевъ, хорды и мягкой оболочкой спиннаго мозга (фиг. 104), тогда какъ нижнія дуги снизу прилегаютъ къ Вольфовымъ тѣламъ, которыя не представляютъ еще ясно очерченныхъ цѣльныхъ органовъ, и на разрѣзахъ являются въ видѣ группы эпителіальныхъ кружковъ, заключенныхъ въ массѣ мезодерма (фиг. 167 и 168).

Отношенія образующихся позвоночныхъ дугъ другъ къ другу въ послѣдовательномъ порядкѣ могутъ быть изучены на горизонтальныхъ продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 111). Такіе разрѣзы чрезвычайно важны, такъ какъ на нихъ можетъ быть изслѣдованъ способъ расчлененія позвоночника. На разрѣзѣ верхнія дуги (фиг. 111 Ob) являются въ формѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ, идущихъ въ продольномъ направленіи по бокамъ спиннаго мозга, между послѣднимъ и мускульными пластинками. На всемъ протяженіи пластинки верхнихъ дугъ прерываются гангліями и, такъ какъ гангліи выходятъ у взрослыхъ стерлядей между позвонками, то и здѣсь выходъ гангліевъ представляетъ границы между отдѣльными дугами позвонковъ т. е. между отдѣльными позвоночными метамерами. Зачатки верхнихъ (а также по всей вѣроятности и нижнихъ) дугъ позвонковъ представляютъ сначала непрерывныя пластинки, снабженныя съ обѣихъ сторонъ отверстіями для выхода корешковъ спиннаго мозга. Въ этомъ очень легко можно убѣдиться на нѣкоторыхъ мѣстахъ приложеннаго горизонтальнаго разрѣза (фиг. 111). Въ задней части препарата верхніе корешки спиннаго мозга не доходятъ до наружнаго края пластинокъ верхнихъ дугъ; между

ними и мышечными пластинками видна ещё свободная наружная часть верхнихъ дугъ, на которой расчлененіе на отдѣльныя дуги совершенно незамѣтно. На этомъ основанія мы можемъ сказать, что зачатки позвонковъ или ихъ дугъ являются у стерлядей не въ видѣ отдѣльныхъ зачатковъ для каждой дуги, но въ видѣ общихъ хрящевыхъ зачатковъ для цѣлаго ряда дугъ каждой стороны. Такихъ пластинокъ является четыре: двѣ для верхнихъ дугъ и двѣ для нижнихъ Первыя располагаются вверху хорды, вторыя—внизу. Между верхними и нижними пластинками каждой стороны находится одинъ только слой клѣтокъ, непосредственно прилегающій къ хордѣ и связывающій основанія пластинки верхней дуги съ соотвѣтственною пластинкою нижней. Онъ никогда не хондрифицируется и по всей вѣроятности участвуетъ въ образованіи боковыхъ связокъ, ограничивающихъ дуги позвонковъ снаружи отъ мускульныхъ пластинокъ.

Расчлененіе непрерывныхъ зачатковъ позвоночника на отдѣльныя метамерныя дуги опредѣляется въ этой стадіи развитія исключительно выходомъ корешковъ спинномозговыхъ нервовъ (фиг. 111 Sg). Корешки составляютъ границы между отдѣльными, обособляющимися впослѣдствіи дугами позвонковъ. Выходъ корешковъ спиннаго мозга соотвѣтствуетъ границамъ между мускульными пластинками (міокомами); слѣдовательно каждый позвонокъ (дуга) будетъ приходиться противъ соотвѣтствующей пары міокомъ, какъ это видно на рисункѣ (фиг. 111), а не находиться въ промежуткахъ между мускульными пластинками. Въ этомъ отношеніи ганоиды представляютъ отличіе отъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ, какъ извѣстно со времени *Ремака*, расчлененіе позвоночника не соотвѣтствуетъ первичному расчлененію тѣла на такъ называемые первичные позвонки. У стерлядей, какъ вѣроятно и у всѣхъ хря-

щевыхъ ганоидъ такъ называемое вторичное расчлененіе тѣла, относящееся исключительно къ позвоночнику, вполнѣ соотвѣтствуетъ первичному (первичнымъ позвонкамъ). Позвонки ганоидъ соотвѣтствуютъ по своему положенію міокомамъ. Эти отношенія постоянныхъ позвонковъ къ другимъ метамернымъ образованіямъ (міокомамъ и спиннымъ корешкамъ), по сравненію съ высшими животными должны быть названы примитивными, такъ какъ онѣ свойственны не только ганоидамъ, но и другимъ низшимъ позвоночнымъ напр. селахіямъ (см. Balfour Monograph on the development of elasmobranch fishes Табл. XI фиг. 11, 12, 13). Чѣмъ обусловливается такое оригинальное расчлененіе туловища какое находится у высшихъ позвоночныхъ животныхъ, этотъ чрезвычайно интересный вопросъ не только не рѣшенъ, но даже почти незатронутъ.

Развитіе позвоночника у стерлядей идетъ чрезвычайно медленно. У трехмѣсячныхъ стерлядей образованіе верхнихъ и въ особенности нижнихъ дугъ далеко еще не окончено. Верхнія дуги представляютъ хрящевыя пластинки, огибающія спинной мозгъ съ обѣихъ сторонъ и сидящія на хордѣ расширенными основаніями (фиг. 158 Obb). Онѣ представляютъ строеніе близкое къ дефинитивному. Нижнія же дуги (фиг. 158 Ub) состоятъ на всемъ протяженіи позвоночника только изъ основныхъ частей. На передней части позвоночника, разрѣзъ которой представленъ на фиг. 158, онѣ являются въ видѣ широкихъ пластинокъ, лежащихъ съ боковъ хорды и обнимающихъ только незначительную часть аорты. Въ задней части тѣла нижнія дуги болѣе развиты, но являются и здѣсь въ видѣ отдѣльныхъ пластинокъ, не сходящихся другъ съ другомъ и не составляющихъ, какъ въ взросломъ состояніи, хвостоваго канала (canalis caudalis). Нижнія края ихъ доходятъ только до средины толщины venae caudalis и

становятся на этомъ мѣстѣ тонкими. Сростаніе нижнихъ концовъ этихъ дугъ происходитъ гораздо позже этого періода развитія стерляди.

Въ передней части позвоночника видъ дугъ позвонковъ, и притомъ главнымъ образомъ верхнихъ, значительно измѣняется. Уже въ стадіи С, когда на всемъ протяженіи позвоночника верхнія дуги являются въ видѣ маленькихъ трехугольныхъ пластинокъ, лежащихъ сверху хорды и съ боковъ нижней части спиннаго мозга, въ передней части позвоночника онѣ являются въ видѣ большихъ дугообразныхъ пластинокъ, огибающихъ мозгъ и растущихъ кверху. Онѣ не сходятся на верху ни въ стадіи С, ни даже въ стадіи D, такъ что у трехнедѣльной стерляди верхняя часть мозга остается непокрытою. Районъ, на которомъ замѣтно такое разростаніе верхнихъ дугъ весьма незначителенъ. Приблизительными границами его будутъ служить съ задней стороны часть позвоночника, лежащая противъ головныхъ почекъ (предпочекъ) и конца желудочка сердца; за переднюю границу этого отдѣла можно принять слуховыя капсулы. При этомъ конечно мы захватываемъ часть черепа и именно ту, къ которой прикрѣпляются заднія висцеральныя дуги, такъ какъ опредѣлить ясныя границы между черепомъ и позвоночникомъ у стерлядей трудно и въ взросломъ состояніи, а тѣмъ болѣе невозможно въ раннемъ періодѣ развитія. Утолщеніе и расширеніе верхнихъ дугъ позвонковъ идетъ постепенно отъ задней части къ передней, какъ въ этомъ можно убѣдиться на плоскостныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ. На плоскостныхъ разрѣзахъ (фиг. 123 Аа) видно какъ хрящевыя дуги позвонковъ, приближаясь къ слуховымъ капсуламъ, утолщаются и оканчиваются у задней стѣнки послѣднихъ закругленнымъ концомъ. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться, что эти утолщенія происходятъ главнымъ образомъ изъ верхнихъ дугъ позвонковъ, растутъ, постепенно

утончаясь, кверху и въ задней части черепа огибають мозгъ, оставляя непрікрытымъ только незначительную полосу верхней стѣнки послѣдняго (фиг. 176 Obb). Изслѣдуя рядъ такихъ разрѣзовъ, можно замѣтить, что верхнія дуги утолщаются постепенно: въ районѣ третьей пары міокомъ утолщеніе начинается и усиливается прогрессивно до слуховыхъ капсулъ, какъ это можно видѣть также и на горизонтальныхъ разрѣзахъ (фиг. 123 Аа).

Чтобы покончить съ развитіемъ позвоночника, я долженъ упомянуть еще о двухъ образованіяхъ, хотя и не происходящихъ изъ зачатка позвоночника, но связанныхъ съ нимъ у взрослыхъ стерлядей. Это именно двѣ извѣстныя уже давно связки позвоночника: верхняя и нижняя, которыя у взрослыхъ стерлядей проходятъ по верхней и нижней поверхности позвоночника и служатъ вѣроятно для связыванія верхнихъ и нижнихъ дугъ въ продольномъ направленіи. Верхняя связка (ligamentum longitudinale superius) тянется вдоль всего позвоночнаго столба и лежитъ между верхними концами верхнихъ позвоночныхъ дугъ (фиг. 158 Llsp). Нижняя (ligamentum longitudinale inferius) проходитъ подъ нижнею поверхностью хорды и, какъ можно видѣть на поперечныхъ разрѣзахъ, вдается внутрь аорты. Обѣ связки получаютъ окончательное развитіе очень поздно: въ видѣ связокъ онѣ являются только у трехмѣсячныхъ стерлядей. Раньше я ихъ не встрѣчалъ. Что касается развитія ихъ, то относительно нижней связки мною уже было высказано мнѣніе, что она развивается изъ субхордальной полоски (см. часть I стр. 211). Это мнѣніе я основываю на тождественности въ положеніи субхордальной полоски и нижней позвоночной связки. Доказательствомъ такого происхожденія могутъ служить нѣкоторые поперечные разрѣзы изъ стадіи А и В (фиг. 167 и 178), на которыхъ подъ хордою являет-

ся утолщеніе мезодерма, углубляющееся въ аорту (фиг. 167 Schs, фиг. 173 Sbs). Въ обѣихъ этихъ стадіяхъ зачатокъ нижней связки состоитъ изъ клѣтокъ совершенно похожихъ на мезодермальныя. У трехмѣсячной стерляди нижняя позвоночная связка состоитъ уже изъ центральнаго пучка волоконъ, проходящихъ въ продольномъ направленіи, и изъ периферическаго слоя клѣтокъ.

Верхнюю связку позвоночника мнѣ пришлось наблюдать въ первый разъ только у трехмѣсячной стерляди. У болѣе молодыхъ стерлядей (до трехнедѣльнаго періода развитія) она не существуетъ и въ зачаткѣ.

Ребра я видѣлъ въ первый разъ только у трехмѣсячныхъ стерлядей и потому развитіе ихъ осталось мною неизслѣдованнымъ.

3. ЧЕРЕПЪ И ВИСЦЕРАЛЬНЫЙ СКЕЛЕТЪ.

Черепъ стерлядей начинаетъ развиваться, какъ и у всѣхъ другихъ позвоночныхъ животныхъ, съ основной своей части; въ развитіи его принимаютъ участіе: 1) продолженіе позвоночника, дающее начало задней части черепа и состоящее изъ хорды и двухъ пластинокъ, лежащихъ съ боковъ ея, для которыхъ мы удержимъ Паркеровское названіе „парахордальныхъ пластинокъ", 2) изъ двухъ пластинокъ, лежащихъ впереди парахордальныхъ и извѣстныхъ у другихъ позвоночныхъ, со времени *Ратке*, подъ именемъ черепныхъ перекладинъ (trabeculae) 3) изъ хрящей, лежащихъ позади и сбоку обонятельныхъ ямокъ и глазъ (этмоидальныхъ и орбитальныхъ хрящей), 4) изъ слуховыхъ капсулъ и 5) изъ скелета висцеральныхъ дугъ. Всѣ эти части появляются не одновременно и въ первый разъ становятся замѣтными въ стадіи, промежуточной между В и С. Къ концу третьей

недѣли развитія черепа подвигается настолько, что образуется только основная часть черепа и слуховыя капсулы; верхняя же часть черепа является въ видѣ хряща только въ передней и задней части головы, въ средней же части головной мозгъ прикрытъ только наружными покровами.

Сравнительно слабое развитіе хрящеваго черепа и малая величина рыбокъ въ разсматриваемый нами періодъ развитія представляютъ большія затрудненія для препарированія черепа. Только къ концу третьей недѣли развитія, когда трабекулы соединяются съ парахордальными хрящами, удается отпрепарировать весь черепъ; въ болѣе же раннихъ стадіяхъ развитія этого сдѣлать нельзя, и поэтому надо прибѣгать къ другихъ способамъ изслѣдованія; самымъ удобнымъ изъ этихъ способовъ является конечно изслѣдованіе поперечныхъ и продольныхъ разрѣзовъ въ различныя стадіи развитія. Изслѣдованіе ряда разрѣзовъ, сдѣланныхъ въ различныхъ направленіяхъ черезъ голову, вполнѣ можетъ замѣнить препарированіе, а послѣднее можетъ служить съ своей стороны прекраснымъ способомъ контроля надъ разрѣзами. Комбинируя картины, получаемыя на разрѣзахъ, можно себѣ составить довольно точное понятіе о формѣ, распространеніи, толщинѣ и отношеніи другъ къ другу различныхъ частей черепа, до тѣхъ поръ пока хрящи не окрѣпнутъ на столько, что станетъ возможнымъ ихъ препарировать и провѣрять такимъ образомъ результаты добытые разрѣзами. Конечно этотъ способъ изслѣдованія можетъ быть примѣнимъ только къ развитію черепной коробки; развитіе скелета висцеральныхъ дугъ не требуетъ совершенно разрѣзовъ и можетъ быть гораздо удобнѣе изслѣдовано на разрѣзанныхъ вдоль пополамъ и просвѣтленныхъ зародышахъ.

Прежде чѣмъ перейдемъ къ описанію отдѣльныхъ зачатковъ черепа, я считаю необходимымъ сказать нѣсколько

словъ о главныхъ измѣненіяхъ головы въ различныя стадіи развитія зародыша. Голова при началѣ своего образованія состоитъ изъ двухъ частей: 1) средней или осевой, составляющей зачатокъ собственно черепа, головнаго мозга и вообще осевыхъ частей головы и 2) глоточныхъ пластинокъ, составляющихъ зачатки висцеральныхъ дугъ. Сначала (фиг. 56 и 58) обѣ эти части рѣзко отдѣлены другъ отъ друга; по мѣрѣ же того какъ голова приподымается надъ уровнемъ зачатка зародышеваго тѣла, границы ихъ мало по малу сглаживаются (фиг. 59), и глоточныя пластинки не отдѣляются уже отъ средней части головы въ видѣ цѣльныхъ непрерывныхъ пластинокъ, а являются въ видѣ ряда глоточныхъ (висцеральныхъ) дугъ. Оба эти отдѣла головы даютъ начало различнымъ частямъ черепа. Изъ средней части развивается собственно черепная коробка, изъ висцеральныхъ дугъ развиваются хрящевыя дуги, составляющія висцеральный скелетъ. Изъ нихъ же развиваются головныя мышцы.

Говоря о развитіи мозга, я упомянулъ, что въ средней части головы можно различать двѣ части, которымъ соотвѣтствуютъ также и двѣ части головнаго мозга. Мы видѣли, что обѣ эти части мозга опредѣляются отношеніями ихъ къ хордѣ; хорда проходитъ подъ заднимъ мозговымъ пузыремъ и доходитъ до передней его стѣнки; подъ обоими передними мозговыми пузырями хорды нѣтъ. На этомъ основаніи я предложилъ назвать заднюю часть мозга (продолговатый мозгъ, мозжечекъ) вертебральнымъ, передніе же мозговые пузыри—превертебральнымъ мозгомъ. Эти же части мы можемъ различать и въ первичномъ (кожистомъ) черепѣ, но значеніе ихъ въ черепѣ еще важнѣе, чѣмъ въ головномъ мозгу, такъ какъ при переходѣ кожистаго черепа въ хрящевой, развитіе хрящеваго черепа идетъ въ обѣихъ названныхъ частяхъ изъ зачатковъ, весьма рѣзко

отличающихся между собою и имѣющихъ также различное морфологическое значеніе. Задняя часть черепа развивается изъ пластинокъ, лежащихъ съ боковъ хорды и, какъ увидимъ, гомологичныхъ дугамъ позвонковъ—парахордальныхъ пластинокъ; передняя образуется изъ хрящевыхъ пластинокъ, не имѣющихъ прямаго отношенія къ хордѣ—трабекулъ—и не представляющихъ такимъ образомъ частей гомологичныхъ осевой части туловищнаго скелета. Заднюю часть черепа, на основаніи ея гомологичности съ позвоночнымъ столбомъ мы можемъ назвать вертебральной, переднюю — превертебральной, оставляя для обѣихъ названія, предложенныя Гегенбауромъ. Въ очень раннихъ стадіяхъ развитія существуетъ уже ясная граница между вертебральной и превертебральной частями черепа. Эта граница есть такъ называемая средняя черепная перекладина (Ратке), о которой было уже говорено при описаніи мезодерма головы въ эмбріональный періодъ развитія (см. стр. 196—201).

Приступая теперь къ описанію развитія черепа, мы начнемъ его съ изслѣдованія горизонтальныхъ разрѣзовъ, такъ какъ на нихъ можно лучше всего познакомиться съ положеніемъ хрящевыхъ зачатковъ черепа по отношенію къ хордѣ, а также по отношенію другъ къ другу. Въ стадіи С, къ которой относится большинство поперечныхъ и горизонтальныхъ разрѣзовъ нарисованныхъ на фиг. 112—119 и фиг. 122—131, большая часть хрящевыхъ зачатковъ черепа существуетъ; отсутствуютъ только этмоидальныя хрящи, которые образуются позже.

Рядъ фигуръ, начиная съ фиг. 122 кончая 131 представляетъ постепенный рядъ разрѣзовъ головы зародыша, начиная со спинной стороны и кончая брюшной. Разсматривая этотъ рядъ разрѣзовъ мы видимъ, что на спинной сторонѣ (фиг. 122) только слуховой органъ окруженъ хря-

щемъ; ни впередъ, ни назадъ отъ хрящевыхъ капсулъ, образующихъ хрящевой футляръ вокругъ слуховаго органа, скелетныхъ образованій нѣтъ. На разрѣзѣ, слѣдующемъ непосредственно за фиг. 122 (фиг. 123), видно, что ушныя капсулы прилегаютъ задней своей стороною къ двумъ хрящамъ, лежащимъ по обѣимъ сторонамъ спиннаго мозга (фиг. 123 Аа). Мы имѣли уже случай при описаніи позвоночника познакомиться съ этими хрящами и видѣли, что они составляютъ верхнія дуги позвонковъ, сильно развитыя сравнительно съ верхними дугами остальной части позвоночника и огибающія спинной мозгъ на границѣ его съ продолговатымъ. Эти хрящи, какъ можно убѣдиться на горизонтальныхъ и поперечныхъ разрѣзахъ, переходятъ непосредственно въ черепъ и являются тамъ въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ, лежащихъ по бокамъ хорды и составляющихъ зачатокъ вертебральной части черепа. Эти зачатки черепа составляютъ *парахордальныя пластинки*, которыя можно прослѣдить на всѣхъ горизонтальныхъ разрѣзахъ, начиная съ фиг. 124 до фиг. 128. Разрѣзъ, изображенный на фиг. 124, прошелъ только черезъ верхній слой парахордальныхъ пластинокъ, и по этому граница послѣднихъ видна не такъ ясно, какъ на слѣдующихъ фигурахъ. На фиг. 124 мы видимъ однако, что парохордальныя пластинки идутъ далеко назадъ и достигаютъ примѣрно переднихъ міокоматъ, а слѣдовательно также и, видныхъ въ предыдущемъ разрѣзѣ, верхнихъ дугъ переднихъ позвонковъ. Причиною тому, что мы на фиг. 124 видимъ бо́льшую часть парохордальныхъ пластинокъ, сравнительно съ фиг. 125, 126 и проч., служитъ то, что передняя часть стерлядей въ этой стадіи развитія нѣсколько выпукла, слѣдовательно разрѣзы проведенные параллельно оси тѣла рыбки срѣжутъ верхушку этой выпуклости т. е. захватятъ бо́льшую часть скелета и хорды. На

этой фигурѣ срѣзана задняя часть пароходальныхъ пластинокъ и задняя часть черепной хорды. Слѣдующіе разрѣзы захватываютъ переднія и, лежащія ниже, части парахордальныхъ пластинокъ и хорды. Разрѣзы, нарисованные на фиг. 125 и 126, прошли черезъ переднюю часть хорды и парахордальныхъ пластинокъ и черезъ основаніе мозга. Парахордальныя пластинки (фиг. 125 и 126 Pchdk) являются въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ довольно широкихъ и прилегающихъ непосредственно къ хордѣ и къ головному мозгу. Наконецъ фиг. 127 представляетъ разрѣзъ, прошедшій какъ разъ черезъ передній конецъ хорды и парахордальныхъ пластинокъ; на разрѣзѣ захвачены также и глубже лежащія части мозга: infundibulum съ частью средняго и передняго мозга. На этой фигурѣ мы видимъ, что хорда утончается спереди и оканчивается, не доходя до infundibulum, закругленнымъ концомъ; это отношеніе хорды къ infundibulum можетъ быть провѣрено на продольныхъ вертикальныхъ разрѣзахъ, которые (фиг. 106) вполнѣ подтверждаютъ то что мы видимъ на фиг. 127. Парахордальныя пластинки не оканчиваются на уровнѣ передняго конца хорды, но заходятъ нѣсколько впередъ ея и, соединяясь здѣсь другъ съ другомъ, прилегаютъ къ infundibulum. Спереди отъ соединенныхъ парахордальныхъ пластинокъ идутъ двѣ дугообразно изогнутыя хрящевыя пластинки, огибающія упомянутыя сейчасъ части мозга и впереди послѣднихъ направляющіяся другъ къ другу (фиг. 127 Trcr). Эти пластинки суть *боковыя перекладины черепа* (trabeculae cranii), составляющія зачатокъ передней части черепа. На фиг. 128 видна нижняя часть черепныхъ перекладинъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ эти зачатки черепа соединяются съ слившимися парахордальными пластинками и окружаютъ нижнюю часть infundibulum и hypophisis (фиг. 128, Trcr, Inf и Hypc).

По описаннымъ горизонтальнымъ разрѣзамъ можно себѣ легко представить форму и расположеніе хрящевыхъ зачатковъ черепа. Основная часть черепа состоитъ въ этой стадіи развитія 1) изъ *хорды*, которая проходитъ подъ продолговатымъ мозгомъ по осевой части головы и, по мѣрѣ приближенія къ infundibulum, быстро утончается. Хорда нѣсколько изогнута и оканчивается, не доходя до infundibulum. По бокамъ хорды располагаются 2) парахордальныя пластинки, сопровождающія хорду на всемъ ея протяженіи въ черепѣ и соединяющіяся впереди ея поперечной хрящевой пластинкой, прилегающей непосредственно къ infundibulum. Если мы сравнимъ горизонтальный разрѣзъ (фиг. 127) съ вертикальнымъ продольнымъ разрѣзомъ, то увидимъ, что мѣсто соединенія парахордальныхъ пластинокъ соотвѣтствуетъ вполнѣ средней черепной перекладинѣ (фиг. 106 *Mh*) и представляетъ слѣдовательно зачатокъ задней спинки *турецкаго сѣдла*, въ которомъ помѣщается infundibulum съ мозговымъ придаткомъ. Въ задней части черепа парахордальныя пластинки переходятъ въ зачатокъ позвоночника; на всемъ протяженіи хорды, до переднихъ міокоматъ, парахордальныя пластинки являются въ видѣ невысокихъ хрящевыхъ пластинокъ и въ заднемъ концѣ черепа сталкиваются съ выросшими вверхъ дугами позвонковъ, огибающими боковыя и частью верхнюю стѣнки мозга. Такъ какъ передняя часть позвоночника непосредственно прилегаетъ къ слуховымъ капсуламъ, которыя проходятъ вдоль всего продолговатаго мозга (фиг. 122 и 123 Ok), то отсюда выходитъ, что вертебральная часть черепа въ эти стадіи развитія имѣетъ форму ящика, открытаго сверху. Нижнюю стѣнку этого ящика составляютъ парахордальныя пластинки, двѣ боковыя стѣнки его образуются слуховыми капсулами. Передняя часть спиннаго мозга почти закрыта обрастающими ея ду-

гами позвоночника; непокрытою остается только неширокая полоса верхней стѣнки спиннаго мозга. Въ продолговатомъ мозгу непокрытая часть верхней стѣнки гораздо шире чѣмъ въ спинномъ мозгу. Третью составную часть зачатка хрящеваго черепа образуютъ 3) *Трабекулы.* Онѣ представляютъ, какъ видно изъ разрѣзовъ двѣ дугообразныя хрящевыя пластинки, огибающія основаніе переднихъ мозговыхъ пузырей и соединяющіяся назади съ парахордальными пластинками. Трабекулы не доходятъ въ описываемой стадіи развитія до передняго конца головнаго мозга. Онѣ оканчиваются примѣрно противъ начала оптическихъ нервовъ. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія трабекулы растутъ впередъ и помѣщаются передними концами между этмоидальными пластинками.

Познакомившись съ положеніемъ хрящевыхъ зачатковъ черепа на горизонтальныхъ разрѣзахъ, мы можемъ перейти къ изслѣдованію поперечныхъ разрѣзовъ, на которыхъ можетъ быть выяснено отношеніе парахордальныхъ пластинокъ къ хордѣ, трабекуламъ и слуховымъ капсуламъ. Фиг. 112 до 119 представляютъ рядъ такихъ поперечныхъ разрѣзовъ головы во время стадіи С, начиная съ передней части до задней. На фиг. 108 цифрами и чертами обозначены примѣрно положенія этихъ поперечныхъ разрѣзовъ. На первыхъ изъ этихъ разрѣзовъ (фиг. 112, 113, 113 А), взятыхъ изъ передней части головы, хрящевыхъ зачатковъ не видно, такъ какъ трабекулы, какъ сказано выше, доходятъ только до начала оптическихъ нервовъ. Разрѣзъ, сдѣланный на уровнѣ передней поверхности глазъ фиг. 114 проходитъ черезъ передніе концы трабекулъ (фиг. 114 Pvku). На этой фигурѣ трабекулы являются въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ, лежащихъ подъ воронкою и отдѣленныхъ другъ отъ друга маленькимъ промежуткомъ. Въ раз-

рѣзѣ эти пластинки имѣютъ почти трехъугольную форму вслѣдствіе того что наружный край ихъ утолщенъ, внутренній постепенно заостряется. На непосредственно слѣдующемъ разрѣзѣ трабекулы сходятся другъ съ другомъ (фиг. 115) подъ воронкою, а на фиг. 116 (Pvkn), на которой мы видимъ ихъ задніе концы, онѣ опять расходятся. Это послѣднее мѣсто соотвѣтствуетъ по своему положенію мозговому придатку (фиг. 116 Hyp), который лежитъ на соединенныхъ переднихъ концахъ парахордальныхъ пластинокъ. Такъ какъ трабекулы здѣсь нѣсколько раздвинуты, то противъ нижней части мозговаго придатка, лежащей впереди соединенныхъ парахордальныхъ пластинокъ, въ хрящевой основѣ черепа будетъ находиться отверстіе, занятое мягкими головными пластинками. Въ существованіи этого интетрабекулярнаго пространства можно убѣдиться на продольныхъ вертикальныхъ разрѣзахъ черезъ черепъ въ этой стадіи развитія.

Срастаніе средней части трабекулъ происходитъ повидимому послѣ того когда уже передніе части ихъ срослись. Отношеніе трабекулъ къ парахордальнымъ пластинкамъ выясняется изъ фиг. 116, на которой видно, что трабекулы налегаютъ своими задними концами на слившіяся парахордальныя пластинки. Такое отношеніе ихъ къ парахордальнымъ пластинкамъ не встрѣчается у другихъ рыбъ (костистыхъ и поперечноротыхъ), развитіе черепа которыхъ описано въ прекрасныхъ изслѣдованіяхъ *Паркера* [1]. У костистыхъ рыбъ trabeculae сначала не соприкасаются съ

---

[1] *Parker*. Development of the skull in the salmon (Phil. Trans. 1873. vol. 163; On the structure and Development of the skull in sharks and skates Transactions Zool. Soc 1876; *Parker* and *Bettany* Morphology of the skull.

парахордальными пластинками, а послѣднія не доходятъ до конца хорды; впослѣдствіи, когда парахордальныя пластинки сростаются съ слуховыми капсулами и трабекулы срастаются другъ съ другомъ въ передней своей части, задняя расходящаяся часть каждой трабекулы соединяется съ соотвѣтствующей парахордальной пластинкой. Такимъ образомъ между соединенными трабекулами и парахордальными пластинками образуется пространство затянутое мягкою тканью головныхъ пластинокъ и заключающее часть воронки и мозговаго придатка (см. Parker et Bettany фиг. 14). Остатокъ этаго отверстія остается у многихъ животныхъ въ видѣ canalis cranio—pharyngeus У поперечноротыхъ рыбъ, по описанію Паркера, парахордальныя пластинки также не срастаются, а напротивъ срастаются трабекулы и образуютъ пластинку, срастающуюся съ обѣими слуховыми капсулами (Parker et Bettany loc. cit. стр. 22 и фиг. 5). Эта пластинка совершенно похожа на ту, посредствомъ которой соединяются передніе концы парахордальныхъ пластинокъ между собою. Фиг. 127 и фиг. 116 весьма ясно показываютъ, что у стерлядей она происходитъ черезъ сліяніе парахордальныхъ пластинокъ, а не трабекулъ.

Парахордальныя пластинки (фиг. 116—119 Vkn) на поперечныхъ разрѣзахъ являются въ видѣ хрящей, лежащихъ съ боковъ хорды и имѣющихъ вездѣ почти одинаковую толщину. Въ описываемой стадіи развитія онѣ срастаются на большей части своей длины съ слуховыми капсулами. Поперечные разрѣзы показываютъ, что это срастаніе происходитъ въ передней и задней части слуховыхъ капсулъ, такъ что въ средней, между парахордаліями и капсулами, остается окошечко, которое служитъ для выхода слуховаго нерва. На разрѣзахъ, не смотря на сростаніе, можно

въ это время легко опредѣлить границы парахордальныхъ пластинокъ и капсулъ по расположенію клѣтокъ въ тѣхъ и другихъ хрящахъ. Въ парахордальныхъ хрящахъ можно замѣтить центръ вокругъ котораго располагаются клѣтки и въ периферіи этихъ хрящей клѣтки располагаются гуще, чѣмъ въ центрѣ; въ слуховыхъ капсулахъ клѣтки располагаются болѣе или менѣе правильными горизонтальными рядами.

Слуховыя капсулы (фиг. 117, 118, 119, 133, 134 Ok) развиваются не разомъ вокругъ всего лабиринта, а постепенно. Прежде всего образуются нижняя, передняя и задняя стѣнка слуховыхъ капсулъ и въ такомъ видѣ мы и встрѣчаемъ эти части черепа въ стадіи C. Нижняя стѣнка уже сростается съ парахордальными пластинками и загибается нѣсколько наружу и кверху для образованія боковой стѣнки капсулы. Въ этой стадіи развитія боковая стѣнка ограничиваетъ уже снаружи горизонтальный каналъ и, доходя до его верхней части, теряетъ мало по малу свойства хряща и переходитъ въ мягкую ткань головныхъ пластинокъ. Въ слѣдующей стадіи развитія наружная (боковая) стѣнка капсулъ также превращается въ хрящъ. Въ стадіи D слуховыя капсулы имѣютъ форму чашекъ, прилегающихъ съ боковъ къ парахордальнымъ пластинкамъ и одѣвающихъ кожистый лабиринтъ. Отъ наружной стѣнки ихъ отходятъ отростки, располагающіеся между полукружными каналами, вслѣдствіе чего внутренняя полость капсулъ представляетъ точный отпечатокъ формы кожистаго лабиринта. Слуховыя капсулы имѣютъ чашкообразную форму, такъ какъ внутренняя стѣнка ихъ является въ видѣ тонкой перепонки, не имѣющей хряща. Образованіе хрящевой внутренней стѣнки и переходъ чашкообразной формы слуховыхъ капсулъ въ

форму замкнутыхъ капсулъ происходитъ гораздо позже, описываемаго здѣсь періода развитія.

Кромѣ описанныхъ главныхъ зачатковъ черепа: парахордальныхъ хрящей, трабекулъ и слуховыхъ капсулъ, въ стадіи C существуютъ еще пара отдѣльныхъ хрящей, лежащихъ позади глазъ; ихъ можно назвать *орбитальными хрящами* (фиг 123 Ak). Въ болѣе поздней стадіи развитія къ этимъ хрящамъ прибавляется еще пара хрящей, лежащихъ позади обонятельныхъ ямокъ и поэтому названныхъ мною *этмоидальными хрящами* (фиг. 136 Olfk). Въ стадіи C этмоидальные хрящи только что начинаютъ образоваться, какъ это можно замѣтить по измѣняющемуся расположенію клѣтокъ въ головныхъ пластинкахъ, окружающихъ обонятельныя ямки (фиг. 120, 136, Olfk). Хондрификація головныхъ пластинокъ начинается съ краевъ обонятельныхъ ямокъ и переходитъ за тѣмъ къ срединѣ ихъ. Въ моемъ предварительномъ сообщеніи о развитіи черепа у стерлядей ([1]) я описалъ двѣ пары этмоидальныхъ и орбитальныхъ хрящей.

Обѣ пары орбитальныхъ хрящей появляются неодновременно. Въ стадіи C вмѣстѣ съ другими зачатками черепа появляются задніе орбитальные хрящи (фиг. 123 Ak) въ видѣ вертикальныхъ пластинокъ располагающихся сзади глазъ, расширенныхъ въ задней части и съуживающихся въ передней. Въ стадіи D, кромѣ этихъ паръ хрящей, появляются другія впереди глазъ, достигающія до обонятельныхъ ямокъ. Эта послѣдняя пара переднихъ орбитальныхъ хрящей (фиг. 135 и 136 Ork и Orbk) имѣетъ форму треугольныхъ пластинокъ. Въ стадіи D передніе орбитальные хрящи (фиг. 127 Orbk) срастаются съ трабекулами въ зад-

---

([1]) Zoolog. Anzeiger. Bd. I стр. 288.

ней своей части. Задніе хрящи въ этой стадіи развитія являются еще въ видѣ обособленныхъ хрящевыхъ пластинокъ (фиг. 138 Ork'), не сросшихся съ трабекулами. Они значительно выростаютъ и имѣютъ форму обоюдовогнутыхъ пластинокъ, расширенныхъ на верхнемъ и нижнемъ концахъ. Сростаніе этихъ хрящей съ трабекулами происходитъ послѣ первыхъ трехъ недѣль жизни стерляди.

Что касается этмоидальныхъ хрящей, то я, на основаніи первыхъ стадій развитія этихъ хрящей и существованія двухъ паръ отдѣльныхъ хрящей у трехмѣсячной, полагаю что они образуются также въ количествѣ двухъ паръ и образованіе ихъ идетъ отъ краевъ обонятельныхъ ямокъ (фиг. 120 Olfk) къ срединѣ дна послѣднихъ. У трехмѣсячной стерляди обонятельныя ямки совершенно заключены въ хрящевомъ скелетѣ, какъ и у взрослой. Кромѣ того по бокамъ обонятельныхъ ямокъ находится еще по парѣ хрящей, связанныхъ съ черепомъ связками; эти хрящи (фиг. 164 Ethmk) по положенію своему соотвѣтствуютъ этмоидальнымъ хрящамъ.

Измѣненія хрящевыхъ зачатковъ черепа, описанныя въ стадіи С, состоятъ въ срастаніи ихъ между собою и образованіи основной части черепа. Въ стадіи D это срастаніе происходитъ только въ нѣкоторыхъ хрящахъ. Трабекулы срастаются съ парахордальными пластинками и образуютъ вмѣстѣ непрерывную хрящевую пластинку, образующую основаніе какъ передней, такъ и задней части черепа. На отпрепарированномъ черепѣ изъ этой стадіи развитія основаніе черепа имѣетъ форму, изображенную на фиг. 175. Задняя часть его, переходящая непосредственно въ позвоночникъ, сначала расширяется и затѣмъ весьма быстро съуживается. Расширенная часть происходитъ отъ упомянутаго выше расширенія позвоночныхъ дугъ; съуженная помѣщает-

ся между слуховыми капсулами и переходить непосредственно въ трабекулы, которыя совершенно срастаются другъ съ другомъ и образуютъ вмѣстѣ хрящевую пластинку, доходящую до передняго конца головы. Форма этой превертебральной пластинки нѣсколько похожа на форму вертебральной части черепа. Судя по разрѣзамъ (фиг. 137 Тг. ст., видно что передними концами трабекулы расходятся и срастаются съ передними орбитальными пластинками (фиг. 137 Orbk). Заднія орбитальныя пластинки (фиг 138 Orbk'), какъ уже было замѣчено выше не срастаются съ трабекулами, а являются въ видѣ отдѣльныхъ хрящиковъ, лежащихъ въ нижнихъ головныхъ пластинкахъ.

Изъ этого описанія видно, что у трехнедѣльной стерляди черепъ далеко не представляетъ еще замкнутой хрящевой капсулы; только въ задней части его хрящи сходятся надъ головнымъ мозгомъ и образуютъ сводъ задней части черепа, вся же остальная часть мозга остается неприкрытою сверху. Образованіе черепной крышки идетъ чрезвычайно медленно и притомъ происходитъ одновременно съ передняго и задняго концовъ черепа. У трехмѣсячныхъ стерлядей черепная крышка является только въ передней и въ задней части черепа; большая часть средняго и задняго мозга, по снятіи кожныхъ костей черепа является обнаженною. На этомъ черепѣ можно замѣтить, что образованіе крышки происходитъ главнымъ образомъ черезъ разростаніе передней и задней части черепа; слуховыя капсулы окружаютъ непосредственно родничекъ, не разростаются вверхъ и слѣдовательно не принимаютъ дѣятельнаго участія въ образованіи черепной крышки.

Висцеральный скелетъ. Хрящевой скелетъ висцеральныхъ дугъ начинаетъ развиваться одновременно съ зачатками черепа, но не во всѣхъ висцеральныхъ дугахъ хрящъ

появляется одновременно. Въ первыхъ стадіяхъ развитія хрящъ видѣнъ гораздо яснѣе въ переднихъ трехъ дугахъ, чѣмъ въ заднихъ. Въ слѣдующей же стадія развитія (стадія С) онъ появляется какъ въ переднихъ, такъ и въ заднихъ дугахъ. Такое неодновременное появленіе хряща вполнѣ соотвѣтствуетъ неодновременному появленію самихъ висцеральныхъ дугъ.

Порядокъ образованія висцеральнаго скелета изъ соотвѣтствующихъ дугъ у стерлядей вполнѣ сходенъ съ описаннымъ для костистыхъ рыбъ и селахій. Изъ первой дуги образуются небный, крыловидный, квадратный хрящи (palato-quadratum) и Меккелевъ хрящъ. Вторая дуга даетъ начало hyo-mandibulare, sympecticum и hyoideum; остальныя дуги превращаются въ жаберныя дуги. Расчлененіе жаберныхъ дугъ идетъ болѣе или менѣе однообразно во всѣхъ дугахъ. Сначала весь висцеральный аппаратъ растянутъ гораздо болѣе кзади, чѣмъ впослѣдствіе, на что уже было указано въ главѣ о развитіи наружной формы стерляди.

Фиг. 153 представляетъ рисунокъ висцеральнаго аппарата in situ въ стадія промежуточной между В и С, т. е. въ первое время развитія висцеральнаго скелета. Въ первыхъ трехъ парахъ дугъ хрящи являются въ видѣ изогнутыхъ палочекъ съ весьма явственными контурами; въ остальныхъ дугахъ контуры хрящей менѣе рѣзки, что даетъ поводъ думать, что въ послѣднихъ образованіе хряща началось позднѣе, чѣмъ въ первыхъ. Первая—челюстная—пара висцеральныхъ хрящевыхъ дугъ отличается отъ остальныхъ тѣмъ, что она не имѣетъ никакой связи съ черепомъ, гораздо болѣе изогнута, чѣмъ остальныя и представляетъ два колѣна, изъ которыхъ верхнее (фиг. 153 Pq) располагается сверху отверстія рта, въ верхнечелюстномъ отросткѣ, нижнее—снизу его, въ нижнечелюстной части первой дуги (фиг. 143 Mx).

Верхняя часть первой хрящевой дуги гораздо шире нижней и отдѣляется отъ послѣдней легкимъ пережимомъ. Впослѣдствіи на мѣстѣ этого пережима образуется раздѣленіе первой дуги на небноквадратный (верхнечелюстной) и Меккелевъ (нижнечелюстной) хрящи. Вторая—подъязычная—пара висцеральныхъ хрящей имѣетъ также форму изогнутой палочки, прилежащей верхнимъ своимъ концомъ къ слуховой капсулѣ, нижнимъ—къ нижнему концу первой дуги (фиг. 153 Hy). Изогнутая средняя часть второй дуги, раздѣляетъ эту дугу на верхнюю и нижнюю части, изъ которыхъ первая даетъ начало hyo-mandibulare (фиг. 153 Hymd) вторая—подъязычному хрящу (hyoideum: фиг. 153 Hy). Въ этой стадіи уже нижній конецъ зачатка hyo-mandibulare прикасается къ первой дугѣ, какъ разъ въ томъ мѣстѣ, гдѣ въ ней пережимомъ намѣчено отдѣленіе небно-квадратнаго хряща. Третья пара хрящевыхъ дугъ (фиг. 153, [1])—первая пара жаберныхъ дугъ также нѣсколько изогнута въ своей средней части впередъ, хотя этотъ изгибъ въ описываемой стадіи развитія гораздо меньше, чѣмъ въ первыхъ двухъ дугахъ.

Намѣченное въ описываемой сейчасъ стадіи развитія расчлененіе первыхъ двухъ висцеральныхъ дугъ ведетъ въ слѣдующей стадіи (фиг. 154) къ расчлененію ихъ на соотвѣтственныя части. Каждая изъ переднихъ двухъ дугъ въ стадіи промежуточной между C и D состоитъ изъ двухъ хрящей. Верхняя половина первой дуги представляетъ теперь отдѣльный небноквадратный хрящъ (фиг. 154 Plq) съ закругленнымъ нижнимъ концомъ, сочленяющимся съ нижнею половиною—меккелевымъ хрящемъ (фиг. 154 Mx). Изъ двухъ упомянутыхъ въ первой стадіи половинъ второй дуги верхняя представляетъ теперь также отдѣльный гіо-мандибулярный хрящъ (hyo-mandibulare и symplecticum; Hym фиг. 154), нижняя—подъязычный хрящъ (фиг. 154 Hy), который въ

свою очередь распадается впослѣдствіи на три части. Первая жаберная дуга (третья висцеральная) имѣетъ въ настоящее время такую же форму, какую имѣла вторая дуга въ предыдущей стадіи развитія. Она изогнута въ своей нижней части впередъ по направленію къ второй хрящевой дугѣ; этотъ изгибъ служитъ, также какъ и въ первыхъ двухъ дугахъ, провозвѣстникомъ раздѣленія этой дуги на двѣ части. Остальныя дуги (фиг. 154, [3] и [4]) представляютъ изогнутыя дугообразныя хрящевыя палочки.

Дальнѣйшее расчлененіе висцеральныхъ дугъ идетъ довольно быстро, такъ что въ стадіи D (фиг. 155 и 175) всѣ дуги представляютъ уже расчлененіе близко подходящее къ дефинитивному. Въ это же время на нѣкоторыхъ дугахъ, также какъ и на operculum появляются уже кожныя окостенѣнія (фиг. 151, Mxor, Mxos' и Opos) и развивается вполнѣ зубная система. Фиг. 155 представляетъ разрѣзанную пополамъ голову трехнедѣльной стерляди, на которой висцеральный аппаратъ видѣнъ въ профиль; на фиг. 174 нарисованъ висцеральный аппаратъ отогнутый отъ черепа, для того чтобы можно было яснѣе видѣть отдѣльные члены каждой дуги.

Челюстная пара дугъ (небноквадратный и меккелевъ хрящи) покрыта на свободной (ротовой) поверхности кожными окостенѣніями, на которыхъ располагаются зубы. Эти костяныя пластинки загибаются нѣсколько кнаружи и прикрываютъ наружныя части верхнечелюстной и нижнечелюстной дуги (фиг. 155 Mos, Mxos', Dt). При изслѣдованіи *небноквадратной* дуги съ поверхности (фиг. 175 Pq) можно различить въ ней двѣ части, изъ которыхъ каждая снабжена своимъ рядомъ зубовъ. Обѣ эти части отдѣляются другъ отъ друга только по срединѣ мышцею (фиг. 175 Mcorg), проходящею черезъ небноквадратную дугу (m. adductor mandi-

bulae). По срединѣ и у сочленовой поверхности онѣ слиты другъ съ другомъ. Наружную переднюю часть небноквадратной дуги можно назвать небнымъ хрящемъ (palatinum фиг. 175 Pt) заднюю—крыловиднымъ (pterygoideum 175 Pt). На небномъ хрящѣ располагается у края отверстія рта рядъ зубовъ, который видѣнъ уже снаружи; такой же рядъ, но съ гораздо меньшимъ количествомъ зубовъ располагается на крыловидномъ хрящѣ. У взрослыхъ осетровъ Паркеръ различаетъ еще metapterigoideum, которая вѣроятно образуется вслѣдствіе дальнѣйшаго расчлененія небноквадратнаго хряща, такъ какъ у трехнедѣльныхъ стерлядей этого хряща нѣтъ. Кромѣ двухъ описанныхъ частей, которыя не представляютъ совершенно отдѣльныхъ хрящей, при сочлененіи palato-quadratum съ hyo-mandibulare (symplecticum) отъ первой отдѣляется маленькій хрящъ трехъугольной формы, видимый лучше въ профиль, чѣмъ съ поверхности и соотвѣтствующій квадратному хрящу (фиг. 175 Q). *Мекнелевъ хрящъ* (фиг. 175 MK) состоитъ изъ двухъ тонкихъ хрящей соединяющихся по срединѣ и покрытыхъ снаружи костяными пластинками снабженными зубами. Послѣднія располагаются на каждой сторонѣ меккелева хряща, при соединеніи ихъ другъ съ другомъ и здѣсь несутъ по 4 зуба. Костяныя пластинки, по своему положенію соотвѣтствуютъ os angulare.

Верхняя часть второй дуги, которую мы обозначили подъ именемъ hyo-mandibulare, не превращается цѣликомъ въ hyo-mandibulare, но распадается на двѣ части: верхнюю, (фиг. 175 Hym) которая въ стадіи D имѣетъ уже форму дефинитивной *hyo-mandibulare* (расширена въ видѣ пластинки въ своей средней части) и нижнюю, сочленяющуюся непосредственно съ palato-quadratom — *symplecticum* (фиг. 175 Sp). Нижняя часть второй дуги, составляющая собствен-

во подъязычный хрящъ раздѣляется на три части: верхнюю, сочленяющуюся съ symplecticum, *interhyale* (фиг. 175 Jh), среднюю (Ch)—*ceratohyale* и нижнюю (Hh)—*hypohyale*. Нижнія члены подъязычной кости стоятъ подъ угломъ къ среднимъ и сочленяются съ переднимъ copula (фиг. 174 Cp).

Изъ остальныхъ пяти паръ висцеральныхъ дугъ, превращающихся въ жаберныя дуги, три первыя дуги расчленяются въ общихъ чертахъ совершенно одинаково, двѣ же заднія являются въ видѣ цѣльныхъ хрящевыхъ палочекъ, гораздо меньшихъ, чѣмъ первыя. Первыя двѣ жаберныя дуги дѣлятся на три части: верхнюю—*pharyngobranchiale* (фиг. 174 Phbr), среднюю—*ceratobranchiale* (Ctbr) и *hypobranchiale* (Hbr). Посредствомъ гипобранхіальныхъ члениковъ жаберныя дуги сочленяются съ двумя copulae, лежащими по срединѣ брюшной стороны жабернаго аппарата. Первая жаберная дуга отличается отъ остальныхъ тѣмъ, что она снабжена зубами на своихъ фарингобранхіальномъ и гипобранхіальномъ членикахъ. Гипобранхіальный членикъ второй жаберной дуги раздѣляется на двѣ части.

Описанное расчленіе висцеральныхъ дугъ въ стадіи D въ общихъ чертахъ чрезвычайно сходно съ дефинитивнымъ. Отличія отъ послѣдняго заключаются главнымъ образомъ только въ нѣкоторыхъ подробностяхъ, относящихся къ дальнѣйшему дробленію, имѣющему второстепенное значеніе. Расчлененіе дугъ въ такомъ видѣ, какъ оно существуетъ у трехнедѣльныхъ стерлядей показываетъ, во всякомъ случаѣ, что и здѣсь оно совершается въ томъ же порядкѣ, какъ у селахій и костистыхъ рыбъ.

———

Опредѣленіе морфологическихъ отношеній черепа къ другимъ частямъ скелета и главнымъ образомъ къ позво-

вочнику—вотъ задача, которая должна стоять на первомъ планѣ у всякаго, изслѣдующаго развитіе черепа. Разъ будетъ доказано, что въ черепѣ можно различать части гомологичныя позвоночнику и что черепъ представляетъ комплексъ метамеръ подобныхъ позвонкамъ, разомъ становится яснымъ все сложное строеніе черепа различныхъ позвоночныхъ, а разнообразныя формы череповъ могутъ быть подведены подъ видоизмѣненія одного и того же общаго типа. Важность этой проблеммы сознавалась уже давно, такъ какъ еще въ началѣ нынѣшняго столѣтія явилась попытка приведенія строеніе черепа къ типу позвонка. *Гёте* и *Океnъ*, какъ извѣстно, суть творцы такъ называемой позвоночной теоріи черепа. Хотя знаменитая идея этихъ двухъ геніальныхъ мыслителей, развитая *Океномъ* въ его академической программѣ, не имѣла прочныхъ морфологическихъ основаній, такихъ по крайней мѣрѣ, какія требуются въ настоящее время, она тѣмъ не менѣе составляетъ эпоху не только въ исторіи морфологія черепа, но и въ исторіи морфологіи вообще.

Я не стану приводить здѣсь всей исторіи позвоночной теоріи черепа со времени *Гете* и *Океnа*, такъ какъ это не соотвѣтствуетъ ни плану, ни объему этого сочиненія, и сошлюсь въ этомъ отношеніи на классическое сочиненіе *Гегенбаура* (1), гдѣ весь ходъ изслѣдованій въ области морфологіи черепа изложенъ прекрасно. Гегенбауръ замѣчаетъ совершенно основательно, что критика даже самыхъ приверженцевъ позвоночной теорія была направлена скорѣе къ ограниченію ея, нежели къ дальнѣйшему развитію. Ученые

(1) *Gegenbaur*. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft. Einleitung.

раздѣлились по отношенію къ позвоночной теоріи на два лагеря: приверженцевъ и противниковъ ея, а между приверженцами каждый почти прилагалъ эту теорію по своему.

Если *Гете* и *Окену* принадлежитъ идея позвоночной теоріи черепа, то *Гегенбауру* безъусловно принадлежитъ честь открытія такихъ прочныхъ основаній для этой теоріи, которыя дали ей устойчивую реальную почву. Прежнія основанія позвоночной теоріи заключались главнымъ образомъ въ сходствѣ окостенѣвшихъ частей черепа съ позвонками; первые изслѣдователи, начиная съ Окена, находили въ черепѣ части соотвѣтствующія тѣламъ, дугамъ позвонковъ и ребрамъ. Это наружное сходство, проведенное даже съ такою строгостью, какъ это сдѣлалъ *Оуэнъ*, не представляло однако убѣдительныхъ доказательствъ въ пользу того, что въ отдѣльныхъ частяхъ черепа мы имѣемъ дѣло съ позвонками. Въ черепѣ, ни въ одной изъ стадій его развитія не находится отдѣльныхъ позвонковъ, а раннія стадіи развитія черепа показываютъ напротивъ, что черепъ образуется не изъ отдѣльныхъ частей, соотвѣтствующихъ позвонкамъ. Въ то время, какъ каждый позвонокъ въ позвоночномъ столбѣ является въ видѣ отдѣльнаго хрящеваго зачатка, впослѣдствіи отдѣльно окостенѣвающаго, въ черепѣ мы находимъ одинъ общій зачатокъ для всего черепнаго основанія. Отсюда слѣдуетъ, что, если мы въ основаніи развитаго черепа, состоящемъ въ зародышевомъ состояніи изъ непрерывныхъ хрящевыхъ зачатковъ и находимъ три отдѣльныя кости, то мы должны разсматривать это расчлененіе черепа какъ результатъ вторичныхъ измѣненій его, а не какъ выраженіе позвоночнаго его состава. Это существенное различіе въ развитіи позвоночника и черепа подрывало позвоночную теорію черепа въ ея фундаментѣ и служило главною причиною того, что большинство анатомовъ допускали, и то

съ натяжкою, значеніе позвонка только для затылочной части черепа и отрицали совершено такое значеніе для остальныхъ его частей. Даже *Гегенбауръ* за два года до опубликованія своего сочиненія, служащаго теперь основою метамеріи черепа говоритъ что, „за исключеніемъ затылочнаго сегмента, всѣ остальные отдѣлы черепа происходятъ не изъ позвонковъ" (¹).

Выставляя такія важныя опроверженія противъ позвоночной теоріи черепа, морфологи упустили изъ виду отношенія черепа къ другимъ органамъ, находящимся въ головѣ: нервамъ, мышцамъ и кровеноснымъ сосудамъ, отношенія, которыя, какъ оказалось впослѣдствіи, рѣшили вопросъ о строеніи черепа въ пользу метамеріи черепа, а не противъ ея *Гегенбауру* первому принадлежитъ честь изслѣдованія черепа по отношенію къ черепнымъ нервамъ. Извѣстно, какіе благотворные результаты принесли изслѣдованія Гегенбаура для разъясненія метамеріи черепа. *Гегенбауръ* положилъ своимъ изслѣдованіямъ прочное основаніе для раціональнаго изученія черепа въ морфологическомъ отношеніи; онъ доказалъ, что черепъ не представляетъ новообразованія, не имѣющаго ничего общаго съ позвоночникомъ, но что онъ есть видоизмѣненіе тѣхъ же самыхъ частей, которыя являются въ остальной части осеваго скелета — въ позвоночникѣ — въ видѣ позвонковъ. *Гегенбауръ* считаетъ, что его гипотеза не стоитъ въ прямомъ соприкосновеніи съ прежнею такъ называемою позвоночною теоріею черепа (²). Съ этимъ вполнѣ согласиться нельзя.

(¹) Gegenbaur. Grundzüge der vergl. Anatomie 2-te Auflage 1870. стр. 631.

(²) *Gegenbaur*. Kopfskelet der Selachier. стр. 301.

Правда, исходные пункты его изслѣдованія, также какъ и основанія его гипотезы отличаются отъ прежнихъ пріемовъ изслѣдованія приверженцевъ позвоночной теоріи черепа. Гегенбауръ изслѣдуетъ примордіальный черепъ, основанія же прежней позвоночной теоріи черепа выходили изъ изслѣдованія готоваго окостенѣвшаго черепа млекопитающихъ животныхъ, у которыхъ отдѣльныя кости могутъ имѣть только наружное сходство съ позвонками, но въ сущности ничего общаго съ ними не имѣютъ. Въ этомъ заключается ихъ ошибка. Главный же результатъ тѣхъ и другихъ изслѣдованій одинъ, такъ какъ *Гегенбауромъ* доказано тоже научное положеніе, которые силились доказать, но не доказали основатели позвоночной теоріи черепа.

Для того чтобы показать какъ относятся, сообщенные нами выше эмбріологическіе факты изъ исторіи развитія черепа стерляди, къ выводамъ, сдѣланнымъ изъ анатомическихъ изслѣдованій примордіальнаго хрящеваго черепа селахій, я считаю нужнымъ вкратцѣ указать на основныя положенія Гегенбауровской теоріи. Гегенбауръ различаетъ въ примордіальномъ черепѣ двѣ части, на которыя было указано нами уже выше: заднюю *вертебральную* и переднюю—*превертебральную*. Границею между обѣими частями служитъ ямка, въ которой лежитъ infundibulum и glandula pituitaria и которая называется турецкимъ сѣдломъ. *Вертебральный отдѣлъ* черепа представляетъ непосредственно соединеніе съ позвоночникомъ, которое является или только во время развитія черепа и впослѣдствіи нарушается отдѣленіемъ черепа отъ позвоночника (у большинства позвоночныхъ, или же остается на всегда (осетровые ганоиды и потиданиды). Въ вертебральномъ отдѣлѣ проходитъ хорда, которая сохраняетъ тѣже свойства какъ и въ позвоночникѣ: у тѣхъ животныхъ, у которыхъ она окружена въ позвоноч-

никѣ скелетородной оболочкой, она также и въ черепѣ окружена такою же оболочкою (селахіи), у такихъ животныхъ, у которыхъ находится волокнистая оболочка, какъ у ганоидъ, черепная хорда также имѣетъ волокнистую оболочку. Черезъ вертебральную часть черепа выходятъ черепные нервы, которые по своимъ анатомическимъ свойствамъ и развитію соотвѣтствуютъ спинномозговымъ нервамъ, а по числу соотвѣтствуютъ числу висцеральныхъ дугъ, соединенныхъ съ черепомъ. Изъ этого слѣдуетъ, что вертебральный отдѣлъ черепа, по своему составу и по отношенію къ нервамъ, выходящимъ изъ него, гомодинамиченъ позвоночнику. Выходъ черепныхъ нервовъ и соотвѣтствіе ихъ съ висцеральными дугами указываетъ на то, что вертебральная часть состоитъ изъ слившихся между собою метамеръ, соотвѣтствующихъ метамерамъ позвоночника т. е. позвонкамъ. *Превертебральный отдѣлъ* отличается отъ вертебральнаго 1) тѣмъ, что онъ не имѣетъ хорды, слѣдовательно уже по этому не можетъ считаться гомологичнымъ съ послѣднимъ 2) тѣмъ, что черепные нервы, выходящіе изъ него (n. opticus и olfactorius), отличаются по своему происхожденію отъ черепныхъ нервовъ вертебральной части, такъ какъ представляютъ полые выросты мозговыхъ пузырей, не похожіе по происхожденію на корешки спинномозговыхъ нервовъ (1). Изъ этого слѣдуетъ, что превертебральная часть черепа отличается отъ вертебральной именно тѣми свойствами, которыя представляютъ главныя основанія гомодинаміи послѣдней съ позвоночникомъ. На этомъ основаніи, только вертебральная часть черепа (отъ задняго конца черепа до турецкаго сѣдла) можетъ быть разсматриваема какъ состоящая изъ соединенныхъ позвоночныхъ метамеръ; превертебральная же часть

(1) Новыя изслѣдованія Мильнесъ Маршалля не подтверждаютъ прежнихъ взглядовъ на n. olfactorius, какъ на полый выростъ передняго мозга.

не имѣетъ никакихъ непосредственныхъ отношеній къ позвоночнику. *Гегенбауръ* полагаетъ, что она происходитъ черезъ выростаніе передняго конца вертебральной части, происходящее послѣ срастанія метамеръ этой послѣдней ([1]). Онъ опирается на то, что превертебральная часть дифференцируется послѣ образованія вертебральной. Мы увидимъ, что этотъ взглядъ совершенно не подтверждается эмбріологическими фактами.

Переходя теперь къ оцѣнкѣ эмбріологическихъ фактовъ съ точки зрѣнія метамеріи черепа, мы отмѣтитимъ сначала выдающіеся факты изъ исторіи развитія черепа стерляди и перейдемъ за тѣмъ къ каждому отдѣлу черепа въ частности. Самый бѣглый обзоръ главныхъ явленій исторіи развитія черепа показываетъ уже, что существенныя положенія Гегенбауровской теоріи вполнѣ подтверждаются эмбріологическими фактами. Наиболѣе выдающіяся явленія развитія черепа могутъ быть выражены въ слѣдующихъ положеніяхъ: 1) Въ примордіальномъ перепончатомъ черепѣ (головныхъ пластинкахъ) можно уже различить двѣ части: заднюю, внутри которой проходитъ хорда, и переднюю, въ которой хорды нѣтъ. Границею между обѣими служитъ такъ называемая средняя черепная перекладина. 2) Хрящевой черепъ происходитъ черезъ сращеніе хрящевыхъ зачатковъ, появляющихся одновременно и отдѣльно другъ отъ друга въ передней и задней части перепончатаго черепа. 3) Задняя часть черепа образуется изъ хорды и продолженія зачатковъ дугъ позвоночника, составляющихъ въ черепѣ парахордальныя пластинки; передняя часть черепа образуется изъ парныхъ осевыхъ пластинокъ—трабекулъ, орбитальныхъ и этмоидальныхъ хрящей. Трабекулы не имѣютъ генетически

([1]) *Gegenbaur*. Kopfskelet der Selachier etc. стр. 295.

никакого отношенія къ парахордальнымъ пластинкамъ. 4) Одновременно съ появленіемъ нервовъ спиннаго мозга, представляющихъ въ туловищѣ первый признакъ метамеріи скелета, образуются нервы головнаго мозга и появляются въ количествѣ, соотвѣтствующемъ числу висцеральныхъ дугъ. Соотвѣтствіе это можетъ быть выражено слѣдующей табличкой:

1-я	дуга	N. trigeminus
2-я	—	N. acustico-facialis
3-я	—	1-я вѣтвь n. vagi (n. glossopharyngeus)
4-я	—	2-я — n. vagi
5-я	—	3-я — n. vagi
6-я	—	4-я — n. vagi
7-я	—	5-я вѣтвь n. vagi (?).

5. Если образованіе спинномозговыхъ нервовъ представляетъ первый признакъ расчлененія оси туловища на метамеры, и если каждая метамера ограничивается нервными зачатками, то и въ черепѣ части парахордальныхъ пластинокъ, заключающіяся между двумя парами черепныхъ нервовъ, могутъ считаться метамерами. Выходъ черепныхъ нервовъ составляетъ границу между черепными метамерами.

Изъ всѣхъ этихъ положеній выходитъ, что исторія развитія черепа какъ нельзя лучше подтверждаетъ Гегенбауровскую теорію строенія примордіальнаго черепа. Черепъ слагается изъ отдѣльныхъ зачатковъ, вполнѣ соотвѣтствующихъ вертебральному, превертебральному и висцеральному отдѣламъ, изъ которыхъ первый и послѣдній представляютъ метамерію сходную съ метамеріей позвоночника; превертебральный же отдѣлъ является въ видѣ особой части черепа, значеніе которой въ смыслѣ ея гомологіи мы разсмотримъ нѣсколько ниже.

Послѣ этого общаго обзора развитія мы можемъ перейти къ изслѣдованію каждой изъ названныхъ сейчасъ частей черепа въ отдѣльности. Начнемъ съ вертебральной.

1) О *вертебральной* части черепа вообще мнѣ приходится сказать немного, такъ какъ всѣ новѣйшія изслѣдованія въ эмбріологіи черепа ведутъ относительно этой части черепа къ совершенно тождественнымъ результатамъ. Всѣми изслѣдованіями доказано, что вертебральная часть черепа образуется какъ продолженіе позвоночника и что она представляетъ метамерное образованіе. Слѣдовательно всѣми изслѣдованіями, большинство которыхъ принадлежитъ *Паркеру*, теорія Гегенбаура доказывается самымъ обстоятельнымъ образомъ. Единственное исключеніе изъ всѣхъ новыхъ работъ по исторіи развитія черепа представляетъ работа Пуше о развитіи черепа костистыхъ рыбъ, гдѣ авторъ приходитъ къ заключенію, что весь черепъ состоитъ изъ одного позвонка (¹). Очевидно, всѣ новѣйшія изслѣдованія въ той области, въ которой работалъ *Пуше*, остались ему неизвѣстны

Хотя черепъ позвоночныхъ животныхъ и состоитъ изъ метамеръ гомодинамичныхъ съ позвонками, но эти метамеры не имѣютъ конечно ни формы позвонковъ, ни частей, характерныхъ для позвонковъ. Всѣ черепныя метамеры слиты вмѣстѣ, составляютъ одну общую хрящевую пластинку, лежащую въ основаніи черепа и ни у одного животнаго не представляютъ ни въ какомъ возрастѣ дискретныхъ частей черепа. Полное сліяніе метамеръ составляетъ отличительную особенность черепа отъ туловищной осевой части

(¹) *P. Pouchet*. Du developpement du squelette des prossons osseux. (Journal de l'anat. 1878.)

скелета т. е. позвоночника, особенность, которая въ сильной степени затрудняетъ изслѣдованіе черепа съ точки зрѣнія его гомологіи съ позвоночникомъ. Разсматривая вопросъ объ отношеніи черепа къ позвоночнику съ филогенетической точки зрѣнія, мы можемъ придти относительно происхожденія черепа къ двоякаго рода предположеніямъ, а именно: 1) черепъ развился филогенетически черезъ сростаніе обособленныхъ метамеръ или 2) онъ развился изъ зачатка подобнаго позвоночнику, въ которомъ однако отдѣльныя метамеры другъ отъ друга не отдѣлились. *Гегенбауръ* (1) придерживается перваго изъ этихъ предположеній и прибѣгаетъ для объясненія голомогіи черепа и позвоночника къ „срастанію" (Concrescenz) позвонковъ. Такъ какъ однако такое срастаніе не подтверждается онтогенетически, то Гегенбауръ предполагаетъ, что при развитіи черепа происходитъ перескакиваніе (Überspringen) нѣкоторыхъ раннихъ стадій развитія. Онъ иллюстрируетъ свой взглядъ сравненіемъ развитія черепа въ этомъ отношеніи съ развитіемъ tarsus рептилій и птицъ, изъ которыхъ послѣднія представляютъ по отношенію къ первымъ такое же перескакиваніе раннихъ стадій развитія. Исторія развитія черепа у стерляди дѣлаетъ такое объясненіе метамеріи черепа совершенно излишнимъ. Мы видѣли, что позвоночникъ у этихъ рыбъ состоитъ сначала изъ непрерывныхъ хрящевыхъ пластинокъ, служащихъ общимъ зачаткомъ для цѣлаго ряда дугъ; отдѣленіе позвонковъ или ихъ дугъ другъ отъ друга составляетъ послѣдующее явленіе въ развитіи позвоночника. Ту же первичную стадію развитія представляетъ и черепъ, но только съ тѣмъ различіемъ, что онъ на этой стадіи и останавливается. Изъ этого слѣдуетъ, что развитіе вертебральной части черепа,

(1) *Gegenbaur*. Kopfskelet der Selachier стр. 298.

по отношенію къ позвоночнику, представляетъ не „пересказыванье" молодыхъ стадій развитія, а скорѣе остановку развитія, зависящую вѣроятно отъ тѣхъ же причинъ, которыя принимаетъ Гегенбауръ для объясненія сращенія позвонковъ т. е. отъ малой относительной подвижности частей черепа сравнительно съ позвонками.

Чтобы покончить съ вертебральною частью черепа намъ надо рѣшить еще одинъ вопросъ, по моему мнѣнію, весьма существенный, но совершенно не рѣшенный ни изслѣдованіями *Гегенбаура*, ни эмбріологическими изслѣдованіями *Паркера* и др., а именно: участвуютъ ли въ образованіи парахордальныхъ пластинокъ (а слѣдовательно и вертебральной части черепа) верхнія и нижнія дуги позвонковъ, или только какія нибудь изъ нихъ? *Гегенбауръ* рѣшаетъ этотъ вопросъ въ пользу однѣхъ только верхнихъ дугъ, опираясь главнымъ образомъ на топографическое отношеніе парахордальныхъ пластинокъ къ головному мозгу. Онъ проводитъ аналогію между спинномозговымъ каналомъ туловищнаго скелета и черепной коробкой, заключающей центральную нервную систему и говоритъ, что верхнія дуги въ передней и задней части тѣла образуютъ каналъ, заключающій центральную нервную систему, нижнія же дуги въ передней части тѣла (въ головѣ) и въ задней представляютъ различныя отношенія къ сосѣднимъ органамъ. По Гегенбауру нижнія дуги позвонковъ превращаются въ черепѣ въ висцеральныя дуги. Мнѣ кажется, что вопросъ объ участіи позвоночныхъ дугъ въ образованіи вертебральной части черепа требуетъ для рѣшенія не однихъ только анатомическихъ изслѣдованій, но и эмбріологическихъ, такъ какъ путемъ только изученія развитія парахордальныхъ пластинокъ можно придти къ выводамъ относительноихъ морфологическаго значенія. Стерлядь представляетъ для рѣшенія этого вопроса довольно неудоб-

ный объектъ, такъ какъ у нее нижнія дуги позвонковъ даже въ довольно позднихъ стадіяхъ развитія чрезвычайно мало развиты. Мы видѣли, что даже у трехмѣсячной стерляди, у которой верхнія дуги сходятся надъ спиннымъ мозгомъ, нижнія дуги и въ хвостовой части еще не сходятся своими концами. Въ тѣхъ стадіяхъ, гдѣ происходитъ развитіе черепа, нижнія дуги являются еще въ формѣ маленькихъ трехъугольныхъ пластинокъ. Нижнія дуги отличаются однако отъ верхнихъ своимъ положеніемъ относительно хорды, и если мы будемъ держаться этого существеннаго отличительнаго признака верхнихъ и нижнихъ дугъ, то даже у стерляди можемъ придти къ заключенію, что парахордальныя пластинки происходятъ не изъ однѣхъ только верхнихъ дугъ, но изъ сліянія верхнихъ и нижнихъ. На разрѣзахъ изъ задней части черепа, позади слуховыхъ капсулъ (фиг. 177) мы встрѣчаемъ по обѣимъ сторонамъ хорды хрящевыя пластинки, которыя при основаніи утолщены и загибаются дугообразно кверху. Состоятъ ли эти пластинки изъ однѣхъ верхнихъ дугъ, или изъ слившихся верхнихъ и нижнихъ? Этотъ вопросъ можетъ быть рѣшенъ, если мы сравнимъ отношеніе этихъ пластинокъ къ хордѣ съ отношеніемъ къ ней же верхнихъ и нижнихъ дугъ въ остальной части позвоночника. Мы видѣли что верхнія дуги въ туловищѣ лежатъ на верхней части хорды у основанія спиннаго мозга; нижнія дуги занимаютъ совершенно такое же положеніе относительно нижней поверхности хорды и лежатъ сбоковъ и сверху аорты. Дугообразныя пластинки задней части черепа, пограничной съ позвоночникомъ, сверху доходятъ до верхней части хорды и основанія мозга, снизу же прилегаютъ къ верхнимъ стѣнкамъ аортическихъ дугъ (корней аорты). Слѣдовательно онѣ занимаютъ такое же положеніе какъ верхнія и нижнія дуги вмѣстѣ, а поэтому должны быть разсматриваемы не иначе, какъ продуктъ сліянія верхнихъ и нижнихъ дугъ.

Для провѣрки моего взгляда, я изслѣдовалъ способъ образованія парахордальныхъ пластинокъ у другихъ рыбъ: поперечноротыхъ и костистыхъ. Какъ тѣ, такъ и другія представляютъ въ этомъ отношеніи объекты гораздо болѣе убѣдительныя чѣмъ стерлядь, такъ какъ у нихъ нижнія дуги болѣе развиты, чѣмъ у послѣдней. Объ этомъ я надѣюсь сообщить въ другомъ мѣстѣ.

Я остановился на отношеніяхъ парахордальныхъ пластинокъ къ позвоночнымъ дугамъ потому, что отъ правильнаго взгляда на парахордальныя пластинки зависитъ также и правильный взглядъ на другія части черепа, а также и на отношенія черепа къ скелету туловища. Къ этимъ отношеніямъ мы еще вернемся, когда будемъ говорить о висцеральныхъ дугахъ.

2) *Превертебральная* часть черепа является въ эмбріональномъ состояніи въ видѣ нѣсколькихъ отдѣльныхъ хрящей, изъ которыхъ трабекулы составляютъ наиболѣе значительныя и морфологически наиболѣе важныя зачатки этой части черепа. Относительно гомологіи трабекулъ съ другими частями скелета существуетъ въ настоящее время два взгляда. Первый изъ этихъ взглядовъ былъ высказанъ *Паркеромъ* (1) и *Гёксли* (2) заключается въ томъ, что трабекулы гомологичны глоточнымъ дугамъ и представляютъ переднюю пару глоточныхъ дугъ. *Паркеръ*, которому мы главнымъ образомъ обязаны самыми обстоятельными изслѣдованіями черепа позвоночныхъ, принадлежалъ къ числу ревностныхъ защитниковъ этого взгляда. Въ послѣднее время онъ

---

(1) *Parker et Bettany*. The Morphology of the skull стр. 337.

(2) *Huxley*. On the structure of the skull and of the hearth of Menobranchus (Proc. of the zoological society of London 1874) и Journ. of Anat. and Phys. T. X. стр. 417.

отказался отъ него и сталъ во главѣ другаго, по которому трабекулы признаются за осевыя части скелета и относятся къ одной категоріи съ парахордальными пластинками. Для того, чтобы отнестись критически къ этимъ взглядамъ я приведу почти дословно главные мотивы, по которымъ *Перкеръ* считаетъ единственно возможнымъ причисленіе трабекулъ къ одной категоріи съ парахордаліями. Эти мотивы слѣдующіе (¹): 1) trabeculae какъ и parachordalia растутъ на днѣ черепа 2) trabeculae сростаются, растутъ вмѣстѣ съ parachordalia и обусловливаютъ ростъ дна черепа 3) trabeculae, разростаясь, образуютъ боковыя стѣнки передней части черепа такъ точно, какъ парахордаліи образуютъ боковыя стѣнки задней части его 4) нервы выходятъ также точно черезъ трабекулярныя стѣнки, какъ и черезъ окципитальныя. Отсюда *Паркеръ* заключаетъ, что трабекулы соотвѣтствуютъ, также какъ и парахордальныя пластинки, неуральнымъ частямъ скелета (неврапофизамъ?) (²) и затѣмъ прибавляетъ: „кажется невозможно возражать противъ того заключенія, что trabeculae и parachordalia должны быть отнесены къ одной категоріи" (loc. cit. стр. 337). Къ такимъ же выводамъ и на такихъ же основаніяхъ приходитъ и *Келликеръ* (³); доказательствомъ своего взгляда онъ выставляетъ только то, что трабекулы „представляютъ передній конецъ основанія черепа". *Гегенбауръ* (⁴), съ взглядомъ котораго на превертебральную часть

(¹) Philos. Transactions vol. 163.

(²) Тоже мнѣніе высказано у *Гетте*, который считаетъ трабекулы за переднія верхнія дуги, принявшія горизонтальное вмѣсто вертикальнаго (Entw. der Unke стр. 629).

(³) *Kölliker*. Entwickelungsgeschichte des Menschens etc. 2-te Auflage стр. 439.

(⁴) *Gegenbaur*. Kopfskelet der Sclachier стр. 295.

черепа мы познакомились выше, полагаетъ, что эта часть черепа образовалась черезъ выростаніе вертебральной въ видѣ непрерывнаго хряща. При этомъ онъ замѣчаетъ, что на самомъ дѣлѣ, онтогенетически, превертебральная часть дифференцируется послѣ вертебральной. Это заключеніе неосновательно, такъ какъ впослѣдствіе эмбріологическія работы *Паркера* надъ развитіемъ черепа хвостатыхъ и безхвостыхъ амфибій ([1]) показали, что трабекулы (т. е. превертебральная часть черепа) могутъ образоваться гораздо раньше парахордалій (вертебральной части черепа).

Разсматривая доводы *Паркера* и *Бэттани* и *Кёлликера*, не трудно не замѣтить, что они обходятъ самый существенный пунктъ сходства трабекулъ съ висцеральными дугами: способъ образованія ихъ и отношеніе ихъ, до сростанія, къ вертебральной части черепа. Всѣ доказательства аксіальнаго происхожденія трабекулъ относятся уже къ болѣе поздней стадіи ихъ развитія, когда онѣ теряютъ свой прежній характеръ. Что трабекулы percростаются, что онѣ образуютъ основную и боковыя стѣнки черепа, что изъ нихъ выходятъ нервы также какъ изъ вертебральной части черепа, все это такіе признаки, которые не доказываютъ непосредственно, что трабекулы не могутъ быть признаны за гомологи висцеральныхъ дугъ. Срастаніе трабекулъ, образованіе изъ нихъ основной и боковыхъ стѣнокъ передней части черепа и выходъ изъ нихъ нервовъ,—все это вторичныя явленія, которыя могли явиться какъ результаты приспособленія передней пары висцеральныхъ дугъ. Этими явленіями нисколько не доказывается, что филогенетически передняя часть черепа не

([1]) On the Structure and Develop. of the Skull in the Batrachia (Philos. Transactions vol. 166); On the Struct. and Develop. of the Skull in the Urodelous Amphibia (Philos. Trans. vol. 167).

могла развиться изъ измѣненныхъ и приспособленныхъ висцеральныхъ дугъ. Въ черепѣ находятся же этмоидальныя и орбитальныя хрящи, которые составляютъ также, какъ и трабекулы, стѣнки черепа, черезъ которые проходятъ нервы, но тѣмъ не менѣе они не могутъ быть отнесены къ аксіальнымъ частямъ черепа. Въ настоящее время, благодаря тому, что сравнительная эмбріологія черепа изслѣдована довольно обстоятельно, мнѣ кажется, существуютъ довольно вѣскіе доводы въ пользу висцеральнаго значенія трабекулъ. Прежде однако, чѣмъ мы перейдемъ къ фактамъ подтверждающимъ висцеральную теорію трабекулъ, я считаю нужнымъ привести нѣкоторые доводы противъ аксіальнаго ихъ значенія.

Сравнивая развитіе трабекулъ съ парахордальными пластинками, нельзя не замѣтить весьма существенной разницы между обѣими,—разницы, которая едва ли допускаетъ возможность гомологіи между обѣими этими зачатками черепа. Парахордальныя пластинки составляютъ вмѣстѣ съ хордою настоящія метамерныя образованія, соотвѣтствующія метамерамъ позвоночника и представляющія комплексъ сросшихся позвонковъ. Сходство ихъ съ позвоночникомъ въ извѣстныя стадіи развитія, какъ мы видѣли выше, доказывается нетолько непрерывнымъ соединеніемъ ихъ съ позвоночникомъ, но и соотвѣтственными измѣненіями хорды и одинаковымъ отношеніемъ къ нервамъ. Трабекулы же являются въ видѣ двухъ хрящевыхъ пластинокъ, не имѣющихъ никакого отношенія къ хордѣ. Если мы примемъ во вниманіе, что значеніе, которые имѣютъ парахордальныя пластинки, выводится именно изъ отношенія ихъ къ хордѣ, то изъ одной только разницы въ отношеніяхъ парахордальныхъ пластинокъ и трабекулъ къ хордѣ должны будемъ придти къ заключенію объ отсутствіи гомологіи между этими двумя

зачатками черепа. Далѣе, трабекулы образуются какъ совершенно самостоятельныя хрящевыя образованія, не имѣющія ни по времени, ни по мѣсту своего образованія никакого отношенія къ парахордальнымъ пластинкамъ. Связь трабекулъ съ парахордальными пластинками есть вторичное явленіе, также какъ и срастаніе трабекулъ для образованія передней части черепа. Мы видѣли, что у нѣкоторыхъ животныхъ (напр. у амфибій) трабекулы являются въ такое время, когда парахордалій еще не существуетъ, между тѣмъ у тѣхъ же амфибій, какъ увидимъ дальше. время появленія трабекулъ и форма ихъ вполнѣ согласуется съ временемъ появленія и формой висцеральныхъ дугъ. Наконецъ, главный аргументъ въ пользу аксіальнаго и противъ висцеральнаго значенія трабекулъ: срастаніе ихъ для образованія передней части черепа теряетъ свою убѣдительность, если мы обратимъ вниманіе на то, что это срастаніе далеко не свойственно трабекуламъ всѣхъ животныхъ. Давно уже было извѣстно, что у змѣй трабекулы остаются въ видѣ хрящевыхъ пластинокъ въ вполнѣ развитомъ черепѣ. Этотъ фактъ подтвержденъ и новыми изслѣдованіями *Паркера* надъ развитіемъ и строеніемъ черепа Tropidonotus natrix ([1]). Такимъ образомъ у змѣй трабекулы даже и въ взросломъ состояніи сохраняютъ свои примитивныя свойства. Еще въ большей степени это примитивное строеніе трабекулъ сохраняется у многихъ Urodela, напр. у протея ([2]), гдѣ трабекулы на всемъ своемъ протяженіи сохраняютъ ту форму и положеніе, которое встрѣчается только въ эмбріо-

---

([1]) *Parker*. On the structure and developm. of the skull in the common snake (Philosoph. Transactions 1878).

([2]) *Parker*. On the structure and developm. of the skull in the Urodelous Amphibia (Philos. Trans. 1876 vol. 167); также *Parker* et et Bettauy loc. cit. стр: 129.

нальномъ состояніи другихъ животныхъ. Онѣ отличаются отъ эмбріональныхъ трабекулъ тѣмъ, что въ задней своей части окостенѣваютъ на незначительномъ протяженіи, что конечно имѣетъ второстепенное морфологическое значеніе. Изъ этихъ примѣровъ видно, что образованіе стѣнокъ передней части черепа не составляетъ несомнѣнное свойство трабекулъ и что трабекулы могутъ сохранять и въ взросломъ состояніи свою эмбріональную форму, которая, прибавимъ, имѣетъ много общаго съ формою висцеральныхъ дугъ.

Итакъ, общимъ признакомъ для трабекулъ и парахордальныхъ пластинокъ остается только одно осевое положеніе ихъ въ черепѣ, такъ какъ образованіе ихъ, отношеніе къ хордѣ и наконецъ даже роль ихъ въ образованіи черепа представляетъ у разныхъ позвоночныхъ существенныя отличія. Въ послѣднее время *Мильнесъ Маршалль* высказалъ взглядъ на трабекулы вполнѣ согласный съ Паркеровскимъ, но отличающійся тѣмъ, что трабекулы не представляютъ ни гемальныхъ, ни невральныхъ дугъ („the trabeculae cranii ..... must be regarded as axial structures, and not as arches, whether neural or haemal". Morphology of the vertebrate olfactory organ. Quar. Journ. of. microsc. Science July 1879 стр. 339). Этотъ взглядъ правильнѣе Паркеровскаго уже потому, что не предрѣшаетъ гомологіи трабекулъ съ парахордаліями, основывается на одномъ только признакѣ трабекулъ, именно на ихъ осевомъ положеніи. За то съ другой стороны такое опредѣленіе трабекулъ мало и разъясняетъ ихъ природу, и вопросъ о трабекулахъ, по отношенію ихъ къ метамерамъ черепа, остается попрежнему совершенно не выясненнымъ. Трабекулы получаютъ съ точки зрѣнія этой теоріи исключительное значеніе между другими частями черепа; онѣ являются новообразованіями, которыя съ метамерами черепа ничего общаго не имѣютъ. Уже à priori съ этимъ взглядомъ трудно помирить-

ся, такъ какъ онъ не объясняетъ значенія трабекулъ и въ сущности только прикрываетъ наше незнаніе о нихъ. Поэтому для болѣе объективнаго сужденія о трабекулахъ намъ надо еще изслѣдовать отношеніе ихъ къ другимъ частямъ черепа, и главнымъ образомъ къ висцеральнымъ дугамъ.

Отношеніе трабекулъ къ висцеральнымъ дугамъ у большинства животныхъ нѣсколько затемняется отношеніями ихъ къ парахордаліямъ. У такихъ животныхъ (у рыбъ наприм.), гдѣ парахордаліи являются одновременно съ трабекулами и висцеральными дугами, задніе концы трабекулъ соединяются съ парахордаліями. Такого отношенія висцеральныхъ дугъ къ парахордаліямъ мы не встрѣчаемъ ни у одного животнаго. Висцеральныя дуги сочленяются или съ слуховыми капсулами какъ напр. 2-я, 3-я и 4-я дуги стерляди (за исключеніемъ челюстной дуги, которая лежитъ впереди слуховыхъ капсулъ), или же подходятъ къ переднимъ позвонкамъ, напр. задняя висцеральныя дуги селахій. Это различіе въ отношеніяхъ трабекулъ и висцеральныхъ дугъ весьма существенно и говоритъ конечно противъ гомологіи трабекулъ съ висцеральными дугами, но оно не постоянно для всѣхъ позвоночныхъ животныхъ. У тѣхъ животныхъ у которыхъ парахордаліи образуются послѣ трабекулъ, послѣднія сочленяются впослѣдствіи непосредственно съ слуховыми капсулами напр. у Urodela и Batrachia. Правда, у нихъ трабекулы лежатъ сначала по обѣимъ сторонамъ передняго конца хорды, но и сочлененія висцеральныхъ дугъ съ слуховыми капсулами развивается также постепенно, и у амфибій 2-я пара висцеральныхъ дугъ (подъязычная) сначала не имѣетъ никакого отношенія къ слуховымъ капсуламъ. Гораздо важнѣе, чѣмъ приведенный сейчасъ случай сочлененія трабекулъ у Urodela, является тотъ фактъ, что у Proteus и въ взросломъ состояніи трабекулы

непосредственно соприкасаются съ слуховыми капсулами такъ точно, какъ и первая и вторая висцеральныя дуги ([1]), которыя образуютъ съ капсулами сочлененіе. Черепъ протея представляетъ вообще въ высшей степени замѣчательныя отношенія трабекулъ къ висцеральнымъ дугамъ и къ парахордаліямъ, отношенія, которыя весьма краснорѣчиво говорятъ въ пользу висцеральной гипотезы трабекулъ. Достаточно взглянуть на обнаженный отъ покровныхъ костей черепъ Proteus (Parker loc. cit. Таб. 28 фиг, 1—5), чтобы убѣдиться въ поразительномъ сходствѣ трабекулъ съ висцеральными дугами, какъ относительно формы, такъ и относительно положенія ихъ въ черепѣ. Конечно, Proteus не можетъ быть разсматриваемъ какъ основной типъ, выходя изъ котораго мы могли бы уяснить организацію формъ болѣе развитыхъ въ морфологическомъ отношеніи, но это не исключаетъ возможности, чтобы черепъ его, какъ и другихъ амфибій, не представлялъ бы болѣе примитивныхъ отношеній, чѣмъ черепъ рыбъ. Напротивъ, въ настоящее время имѣются доказательства въ пользу примитивности эмбріональныхъ формъ черепа амфибій сравнительно съ болѣе низкими формами позвоночныхъ напр. рыбами. *Гексли* ([2]), на основаніи сравненія черепа Petromyzon и черепа головастиковъ лягушки, пришелъ къ тому выводу, что обѣ эти формы череповъ могутъ быть чрезвычайно легко подведены подъ одну общую шему. Черепъ циклостомъ мы можемъ съ полнымъ правомъ считать за самую примитивную черепную форму, какую мы имѣемъ между живущими теперь позвоночными. Въ черепѣ Myxinoid'ъ суще-

---

([1]) *Parker*. Skull in Urodelous Amphibia (Phil. Trans. 167 1876).
([2]) *Huxley*. The nature of craniofacial apparatus of Petromyzon (Journ. of Anat. and. Phys. X).

ствуютъ отдѣльныя трабекулы. Изъ этого видно, что тѣ особенности черепа, которыя мы встрѣчаемъ у амфибій въ личиночномъ состояніи и у Proteus въ взросломъ, могутъ быть съ полнымъ правомъ разсматриваемы какъ примитивныя особенности, свойственныя родоначальникамъ позвоночныхъ животныхъ. Отсюда слѣдуетъ, что при общихъ выводахъ относительно строенія черепа мы, не опасаясь впасть въ ошибку, можемъ опираться на факты, относящія къ развитію черепа амфибій. Изъ этихъ фактовъ я укажу здѣсь только на два: на одновременное образованіе трабекулъ и висцеральныхъ дугъ и на образованіе паростозныхъ окостѣненій, соотвѣтственныхъ трабекуламъ.

Выше уже было сказано, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ трабекулы появляются раньше парахордалій и что такой случай имѣетъ мѣсто у амфибій. Какъ у хвостатыхъ такъ и у безхвостыхъ амфибій (¹) первыми (по времени) зачатками скелета являются висцеральныя дуги и трабекулы. Тѣ и другія имѣютъ форму совершенно сходную, и *Паркеръ* самъ говоритъ, что трабекулы отличаются отъ висцеральныхъ дугъ только своимъ направленіемъ впередъ. Какъ трабекулы, такъ и висцеральныя дуги представляютъ нерасчлененныя хрящевыя пластинки. Такую форму головнаго скелета, состоящую только изъ парныхъ хрящевыхъ пластинокъ представляетъ черепъ головастика близкаго къ выклюленію. Впослѣдствіе, конечно, отношенія этихъ хрящей другъ къ другу измѣняется; но для насъ важенъ тотъ фактъ что трабекулы въ моментъ своего образованія сходны (

(¹) *Parker*. On the development of the skull in common Frog (Ph. Trans. vol. 161); On the devel. of the skull in the Batrachia (тамъ же vol. 166) и On the devel. of the skull in the Urodelous Amphibia (тамъ же vol. 167).

висцеральными дугами; разница въ направленіи ихъ въ сущности заключается въ томъ, что трабекулы растутъ передними концами впередъ, остальныя же дуги внизъ. Эта разница можетъ быть объяснена тѣмъ, что трабекулы лежатъ впереди отверстія рта, висцеральныя дуги—позади его.

Это сходство трабекулъ съ висцеральными дугами продолжается и въ дальнѣйшихъ стадіяхъ развитія черепа. Въ довольно ранней стадіи развитія у амфибій появляются паростозныя окостенѣнія, соотвѣтствующія висцеральнымъ дугамъ. Такимъ образомъ по ходу Меккелева хряща у аксолотля образуется двѣ пары костяныхъ пластинокъ, вооруженныхъ зубами. Одновременно съ появленіемъ этихъ пластинокъ, по ходу трабекулъ образуются такія же пластинки, въ количествѣ двухъ паръ, изъ которыхъ передняя лежитъ какъ разъ на переднемъ концѣ трабекулъ, задняя слѣдуетъ за первой. Первая пара пластинокъ составляетъ зачатокъ сошника, вторая—зачатокъ небныхъ костей; эта послѣдняя впослѣдствіи растетъ назадъ и въ стороны и прикрываетъ небныя хрящи. Отношеніе парнаго сошника и парныхъ небныхъ костей къ трабекуламъ совершенно тоже, какъ и отношеніе окостенѣній на другихъ висцеральныхъ дугахъ къ этимъ дугамъ. Поэтому развитіе сошника и небныхъ костей на трабекулахъ составляетъ весьма вѣское доказательство въ пользу висцеральной гипотезы трабекулъ. Зубы рыбъ и амфибій образуются главнымъ образомъ, даже можно сказать исключительно, по ходу висцеральныхъ дугъ. На другихъ мѣстахъ паростозныя окостенѣнія не имѣютъ зубовъ. Единственное исключеніе въ этомъ отношенія представляетъ парасфеноидъ, который у нѣкоторыхъ рыбъ и у хвостатыхъ амфибій снабженъ довольно большимъ количествомъ зубовъ, и такъ какъ парасфеноидъ образуется какъ подъ трабекулами, такъ и подъ парахордальными пластинками,

то присутствіе на немъ зубовъ могло-бы служить опровержeніемъ указаннаго значенія зубныхъ пластинокъ по ходу трабекулъ. Въ настоящее время, благодаря прекраснымъ изслѣдованіямъ *Видерсгейма* ([1]) значеніе парасфеноидальныхъ зубовъ, по крайней мѣрѣ для амфибій, выяснилось. Хотя эти зубы и сидятъ на особой пластинкѣ, образовавшейся вѣроятно черезъ сліяніе ихъ, но эта пластинка не имѣетъ никакого отношенія къ парасфеноиду; она только прилегаетъ къ нему. По всей вѣроятности, то же отношеніе парасфеноидальныхъ зубовъ обнаружится при болѣе подробномъ изслѣдованіи и относительно рыбъ. Если мы на этомъ основаніи примемъ парасфеноидальные зубы за вторичное образованіе, не имѣющее отношенія къ первичнымъ паростознымъ окостенѣніямъ, то развитіе зубовъ въ полости рта остается характернымъ только *для* висцеральныхъ дугъ; слѣдовательно появленіе зубныхъ пластинокъ (vomer и palatinum) на трабекулахъ получаетъ чрезвычайно важное значеніе для висцеральной гипотезы трабекулъ. Небныя костяныя пластинки впослѣдствіи переходятъ на небные хрящи; пластинки же сошника остаются на трабекулахъ, и у Proteus въ взросломъ состояніи отношеніе сошника къ трабекуламъ остается тоже, какъ и у хвостатыхъ амфибій въ эмбріональномъ.

Отношеніе сошника къ частямъ примордіальнаго черепа до настоящаго времени гораздо менѣе выяснено, чѣмъ отношеніе другихъ паростозныхъ образованій. Обыкновенно vomer причисляется къ этмоидальной области черепа и разсматривается какъ экстосмодъ въ этой области. Такой взглядъ нисколько не противорѣчитъ выводамъ сдѣланнымъ нами,

([1]) *Wiedersheim.* Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus Genua. 1875 стр. 111—114; Das Kopfskelet der Urodelen (Morphol Jahrbuch. Bd. III стр. 526.

на основаніи которыхъ мы разсматривали vomer какъ окостенѣніе, принадлежащее къ одной категоріи съ небными, крыловидными и проч. окостенѣніями на жаберныхъ дугахъ, такъ какъ этмоидальная область также образуется изъ переднихъ частей трабекулъ. Если мы будемъ смотрѣть на сошникъ, какъ на паростозное окостенѣніе, соотвѣтствующее трабекуламъ и равнозначущее такимъ же окостенѣнеямъ на другихъ жаберныхъ дугахъ, то мы можемъ объяснить различія въ строеніи сошника у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. Извѣстно, что сошникъ является въ видѣ парныхъ, или непарныхъ костей. Парнымъ его встрѣчаютъ у амфибій и нѣкоторыхъ рептилій (ящерицъ и змѣй), непарнымъ—у рыбъ, черепахъ, птицъ и млекопитающихъ. До сихъ поръ, къ сожалѣнію, не было сдѣлано попытки объяснить причину такого различія въ строеніи сошника, а между тѣмъ простое сопоставленіе формы сошника съ развитіемъ трабекулъ можетъ дать, мнѣ кажется, ключъ къ объясненію. Парный сошникъ мы встрѣчаемъ у такихъ животныхъ, у которыхъ доказано существованіе парныхъ трабекулъ въ взросломъ состояніи (хвостатыя амфибіи и змѣи), или у близко стоящихъ къ нимъ формамъ (безхвостыя амфибіи и ящерицы). Непарный сошникъ встрѣчается у такихъ формъ, у которыхъ трабекулы рано срастаются (рыбы, птицы, млекопитающія) для образованія основанія передней части черепа. Слѣдовательно, если трабекулы срастаются въ одну непарную пластинку, то и сошникъ является непарнымъ, если онѣ сохраняютъ свою примитивную форму т. е. являются парными, то и сошникъ будетъ также парнымъ. Эти факты до такой степени краснорѣчиво говорятъ въ пользу зависимости сошника отъ трабекулъ, что не требуютъ дальнѣйшихъ поясненій и, мнѣ кажется, мы вполнѣ вправѣ смотрѣть на сошникъ, какъ на паростоз-

ное ([1]) окостенѣніе, соотвѣтствующее трабекуламъ и равнозначущее съ паростозными окостенѣніями другихъ висцеральныхъ дугъ.

Резюмируя все сказанное здѣсь о трабекулахъ, мы видимъ, что 1) сходство трабекулъ съ осевою частью черепа: парахордаліями, выражается только въ осевомъ ихъ положеніи; отношенія же ихъ къ хордѣ, время ихъ образованія и наконецъ, дальнѣйшія измѣненія у нѣкоторыхъ животныхъ представляютъ существенныя отличія 2) сходство трабекулъ съ висцеральными дугами выражается: одновременнымъ ихъ происхожденіемъ, сходствомъ ихъ зачатковъ у нѣкоторыхъ животныхъ (амфибій), въ нѣкоторыхъ случаяхъ сходнымъ отношеніемъ ихъ къ слуховымъ капсуламъ (Proteus) и появленіемъ соотвѣтствующихъ окостенѣній, аналогичныхъ окостенѣніямъ на висцеральныхъ дугахъ. Сравнивъ факты, говорящіе въ пользу гомологіи трабекулъ съ парахордаліями, съ тѣми, которые говорятъ въ пользу гомологіи ихъ съ висцеральными дугами, я думаю перевѣсъ всегда останется на сторонѣ послѣднихъ и, на этомъ основаніи, мы вправѣ разсматривать трабекулы какъ части черепа, гомологичныя висцеральнымъ дугамъ.

3. *Висцеральныя дуги* представляютъ чрезвычайно важныя части для метамеріи черепа, такъ какъ онѣ по количеству соотвѣтствуютъ черепнымъ нервамъ и являются вслѣдствіе этого единственными дискретными представителями черепныхъ метамеръ. Развитіе хрящевыхъ висцеральныхъ дугъ и отношеніе ихъ къ черепнымъ нервамъ было уже

([1]) Я называю сошникъ паростознымъ окостенѣніемъ, а не эктостознымъ на томъ основаніи, что онъ, хотя и лежитъ не непосредственно подъ хрящевыми трабекулами, а нѣсколько впереди ихъ, но совершенно соотвѣтствуетъ положенію трабекулъ.

разсмотрѣно выше; теперь намъ остается разсмотрѣть и оцѣнить добытые наблюденіемъ факты, для того чтобы опредѣлить отношеніе висцеральныхъ дугъ къ другимъ частямъ скелета.

Мы видѣли, что у стерляди существуетъ 7 паръ висцеральныхъ дугъ, которымъ соотвѣтствуютъ нервы: trigeminus, acustico-facialis и пять паръ вѣтвей n. vagi (1-я вѣтвь—n. glossepharyngeus). Всѣ эти дуги располагаются позади отверстія рта, за исключеніемъ верхнечелюстнаго отростка первой дуги, который лежитъ впереди отверстія рта. Въ послѣднее время *Паркеръ* (1) и *М. Маршалль* (2), первый на основаніи своихъ изслѣдованій надъ черепахами, второй—надъ рыбами, принимаютъ, кромѣ дугъ и сегментовъ, лежащихъ позади отверстія рта, еще сегменты впереди рта. Они различаютъ преоральныя и посторальныя дуги, отдѣленныя другъ отъ друга соотвѣтственными жаберными щелями и имѣющія соотвѣтственные черепные нервы. Такимъ образомъ переднiй отдѣлъ головы, превертебральный, по мнѣнію этихъ ученыхъ представляетъ также метамерную часть черепа, состоящую изъ нѣсколькихъ сегментовъ или метамеръ. Въ преоральной части *Паркеръ* и *М. Маршалль* различаютъ два сегмента: *ольфакторный*, соотвѣтственную щель котораго составляютъ обонятельныя ямки, а нервъ—n. olfactorius; *лакримальный*—съ соотвѣтствующимъ нервомъ—n. aculomotorius. Что касается преоральныхъ сегментовъ, то я не буду входить здѣсь въ подробное обсужденіе ихъ, такъ какъ у стерлядей я ихъ не

(1) *Parker*. On the Developm. of the skull and its Nerves in the green Turtle (Proc. Royal soc. 1879).

(2) *M. Marschall*. Morph. of the olfactory organ (Quart Journ. July. 1879).

наблюдалъ; другихъ рыбъ я въ этомъ отношеніи не изслѣдовалъ. Я замѣчу только, что преоральные сегменты во всякомъ случаѣ не могутъ быть поставлены наряду съ посторальными, такъ какъ они отличаются и по способу своего образованія и по отношенію къ вертебральной части черепа. Висцеральныя щели преоральныхъ сегментовъ, если за таковыя мы будемъ принимать обонятельныя ямки и лакримальный желобокъ, по способу своего образованія, не имѣютъ ничего общаго съ щелями посторальныхъ сегментовъ. Послѣднія образуются какъ выросты (diverticula) пищеварительнаго канала, которыя подходятъ къ верхнему зародышевому листу и здѣсь, срастаясь съ нимъ, открываются наружу; въ преоральныхъ же щеляхъ мы видимъ только углубленія верхняго листа. Что касается отношенія къ вертебральной части черепа, то преоральные сегменты не имѣютъ съ послѣдней никакой связи. Поэтому, если отношенія нервовъ къ обонятельной и лакримальной ямкамъ и указываютъ на нѣкоторую гомологію этихъ ямокъ съ висцеральными щелями, то во всякомъ случаѣ развитіе преоральныхъ дугъ представляетъ существенныя различія сравнительно съ посторальными, что служитъ важнымъ доводомъ противъ гомологіи этихъ сегментовъ другъ къ другу. Для того, чтобы принять такую гомологію, а слѣдовательно и принять, что преоральныя дуги нѣкогда были вполнѣ сходны съ посторальными мы должны допустить весьма существенныя измѣненія въ первыхъ, измѣненія, которыя повлекли за собою полное отдѣленіе преоральныхъ дугъ отъ вертебральной части и своеобразный способъ образованія висцеральныхъ щелей.

Между преоральными и оральными сегментами *М. Маршаль* [1] ставить оральный сегментъ, за который онъ принимаетъ челюстную дугу и разсматриваетъ ее какъ двѣ дуги: максилярную (верхнечелюстную) и мандибулярную (нижнечелюстную). Отверстіе рта представляетъ щель, заключающуюся между этими двумя дугами. Этотъ взглядъ, мнѣ кажется, не совсѣмъ вяжется съ фактами, которые извѣстны относительно развитія верхнечелюстныхъ и нижнечелюстныхъ хрящей у низшихъ позвоночныхъ животныхъ. У ганоидъ и у селахій верхнечелюстные и нижнечелюстные хрящи появляются сначала въ видѣ одного общаго хряща, составляющаго первую висцеральную хрящевую дугу. Впослѣдствіи, этотъ хрящъ, какъ мы видѣли, дѣлится на двѣ части: небноквадратный и Меккелевъ хрящъ (см. фиг. 153 и 154). Если развитіе стерляди и селахій сохраняетъ болѣе примитивный характеръ сравнительно съ развитіемъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ верхнія и нижнія челюстныя дуги образуются отдѣльно, то существованіе одного общаго зачатка для верхней и нижней челюсти стерлядей и селахій довольно рѣзко противорѣчитъ взгляду Паркера и Маршалля. Отверстіе рта, дѣйствительно, образуется совершенно аналогично съ жаберными щелями и, на основаніи развитія, мы въ правѣ считать его гомологомъ жаберной щели, но изъ этого не слѣдуетъ чтобы оно было ограничено спереди и сзади (или сверху и снизу) отдѣльными дугами. Если мы не будемъ принимать такъ называемыхъ преоральныхъ сегментовъ, то отверстіе рта будетъ представлять тогда крайнюю висцеральную щель, нѣсколько смѣщенную сбоковъ книзу и это смѣщеніе можетъ намъ

---

[1] loc. cit. стр. 334.

служитъ достаточнымъ объясненіемъ своеобразнаго расчлененія челюстной дуги на верхнюю и нижнюю челюстныя дуги. Я думаю, что при такомъ взглядѣ намъ незачѣмъ будетъ прибѣгать къ разъясненіямъ, идущимъ въ разрѣзъ съ эмбріологическими фактами.

Что касается вопроса: какимъ частямъ туловищнаго скелета соотвѣтствуютъ висцеральныя дуги? то отвѣтомъ на этотъ вопросъ служитъ гипотеза Гегенбаура, на основаніи которой онъ полагаетъ, что висцеральныя дуги суть гомологи нижнихъ дугъ и реберъ. Онъ говоритъ однако (¹), что полной гомодинаміи между ребрами и висцеральными дугами нельзя найти, но нельзя отрицать, что между обоими образованіями существуетъ гомологія, и отношенія (морфологическія) свойственныя ребрамъ свойственны также и висцеральнымъ дугамъ. Для того, чтобы оріентироваться въ этомъ вопросѣ, надо припомнить главные первичные процессы развитія головы. Мы видѣли, что въ зачаткѣ головы можно различить двѣ части: центральную, въ которой находится головной мозгъ, окруженный головными пластинками и периферическую, составляющую глоточныя пластинки. Сначала обѣ эти части рѣзко отдѣлены другъ отъ друга; впослѣдствіи, когда голова поднимается надъ поверхностью яйца и глоточныя пластинки ложатся вертикально, граница эта стушевывается. Тѣмъ не менѣе можно легко убѣдиться, что изъ центральной части развивается собственно черепная коробка, изъ периферической — висцеральныя дуги. Такъ какъ, кромѣ того, хондрификація въ обѣихъ этихъ частяхъ черепа идетъ независимо другъ отъ друга, то изъ этого выходитъ, что висцеральныя хрящевыя дуги

(¹) *Gegenbaur*. Kopfskelet der Selachier etc стр. 256.

образуются отдѣльно отъ черепа. Если мы сравнимъ развитіе нижнихъ дугъ въ позвоночникѣ съ развитіемъ висцеральныхъ дугъ, то увидимъ, что послѣднія, образуясь отдѣльно отъ парахордалій (соотвѣтствующихъ дугамъ), представляютъ такія значительныя отличія отъ нижнихъ дугъ, что не могутъ быть признаны за ихъ гомологи. Къ этому надо прибавить, что парахордаліи, какъ было сказано выше, образуются изъ верхнихъ и нижнихъ дугъ вмѣстѣ, слѣдовательно въ парахордаліяхъ мы имѣемъ уже части гомологичныя нижнимъ дугамъ позвоночника. Эмбріологически гомологія висцеральныхъ дугъ съ нижними дугами позвонковъ не имѣетъ доказательствъ.

Для того, чтобы уяснить себѣ значеніе висцеральныхъ дугъ по отношенію къ частямъ туловищнаго скелета, надо обратить вниманіе на отношеніе первыхъ зачатковъ головы къ туловищу. Центральная часть зачатка головы состоитъ изъ центральной нервной системы (головнаго мозга) и головныхъ пластинокъ. Изъ послѣднихъ образуется только скелетъ головы, нѣкоторыя части органовъ чувствъ и черепные нервы. Если мы сравнимъ эту часть головнаго зачатка съ туловищемъ, то найдемъ гомологъ ея въ центральной осевой части туловища, которая состоитъ также изъ центральной нервной системы и скелетороднаго слоя, дающаго начало скелету и спинномозговымъ нервамъ. Периферическая часть головнаго зачатка лежитъ съ обѣихъ сторонъ центральной и раздѣляется рано на рядъ висцеральныхъ дугъ, изъ которыхъ каждой соотвѣтствуетъ пара черепныхъ нервовъ. Каждая висцеральная дуга даетъ впослѣдствіи начало нѣсколькимъ органамъ: скелету (хрящевой висцеральной дугѣ), мышцамъ, кровеноснымъ сосудамъ. Сравнивая периферическую часть головы (глоточныя пластинки, или рядъ висцеральныхъ дугъ) съ туловищемъ, не трудно

найти, что гомологичными частями ея въ туловищѣ будутъ такъ называемые первичные позвонки, или сегменты. Послѣдніе также лежатъ по бокамъ центральной (осевой) части туловища и также даютъ начало мышцамъ, скелету, заключающемуся между мышцами т. е. ребрамъ, и кровеносным сосудамъ. Слѣдовательно каждая висцеральная дуга съ ея мышцами и кровеносными сосудами и скелетомъ представляетъ сегментъ, гомологичный первичному сегменту туловища. Переходя теперь къ вопросу: чему соотвѣтствуетъ скелетъ висцеральной дуги (хрящевая дуга) и исключая возможность гомологіи между хрящевыми дугами и нижними дугами позвонковъ, мы находимъ въ ребрахъ единственныя части, съ которыми могутъ быть сопоставлены висцеральныя дуги. По своему положенію, какъ относительно черепа, такъ и относительно мышцъ, онѣ вполнѣ соотвѣтствуютъ ребрамъ и, въ этомъ отношеніи я совершенно согласенъ съ Гегенбауромъ. Соотвѣтствуютъ ли однако ребра нижнимъ дугамъ?—это составляетъ, по крайней мѣрѣ для меня, вопросъ не вполнѣ разрѣшенный и требующій для своего рѣшенія эмбріологическихъ доказательствъ, которыхъ, къ сожалѣнію, до сихъ поръ нѣтъ.

4. ПЕРЕДНІЯ ОКОНЕЧНОСТИ И ПЛЕЧЕВОЙ ПОЯСЪ.

Вопросъ о развитіи оконечностей и плечеваго и тазоваго пояса у позвоночныхъ принадлежитъ къ числу весьма важныхъ вопросовъ современной морфологіи, въ виду существующихъ въ настоящее время теорій, пытающихся объяснить связь скелетныхъ формъ оконечностей и поясовъ у рыбъ и у остальныхъ позвоночныхъ животныхъ. (теорія Гегенбаура, Тичера и Миварта). Хотя наблюденія надъ единичными представителями отдѣльныхъ классовъ позво-

ночныхъ несомнѣнно могутъ привести свою лепту для разъясненія этого чрезвычайно интереснаго вопроса, но онѣ получаютъ гораздо большее значеніе въ связи съ наблюденіями надъ цѣлымъ рядомъ представителей одного или нѣсколькихъ классовъ позвоночныхъ. Поэтому, надѣясь публиковать болѣе подробныя сравнительно-эмбріологическія изслѣдованія надъ развитіемъ оконечностей у рыбъ вообще, я сообщу здѣсь только существенные результаты моихъ наблюденій надъ стерлядью.

Развитіе переднихъ оконечностей у стерляди начинается черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія. Въ стадіи B въ первый разъ появляются ихъ зачатки въ видѣ двухъ продольныхъ валиковъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ позвоночника и на довольно далекомъ разстояніи отъ головы. Каждый изъ такихъ валиковъ имѣетъ полуовальную форму, расширенную въ основаніи и съуживающуюся къ краю. На поперечныхъ разрѣзахъ можно убѣдиться, что зачатки переднихъ оконечностей представляютъ выросты верхняго и средняго зародышевыхъ листовъ и въ разрѣзѣ имѣютъ треугольную форму вслѣдствіе того, что въ основаніи ихъ средній листъ расширяется, кверху же постепенно съуженъ.

Основаніе продольнаго валика, уже въ раннихъ стадіяхъ развитія не представляетъ вполнѣ прямой плоскости: въ верхней части оно срѣзано подъ угломъ, такъ что, общая форма оконечности представляетъ собственно треугольникъ, одна сторона котораго, именно наружная, закруглена, двѣ же другія—прямыя. Этою формою опредѣляются зачатки отдѣльныхъ частей будущаго плавника. Переднею срѣзанною частью основанія зачатокъ плавника прилегаетъ непосредственно къ начинающему развиваться плечевому поясу; задняя часть основанія прилегаетъ къ стѣнкамъ тѣла и представляетъ основаніе оконечности въ тѣсномъ смыслѣ

слова. Въ этой части зачатка происходитъ образованіе метаптеригія и лучей. Для поясненія описываемыхъ отношеній различныхъ сторонъ зачатка плавника къ плечевому поясу и стѣнкамъ тѣла можетъ служить фиг. 176, хотя она представляетъ скелетъ плавника въ гораздо болѣе развитомъ состояніи. Метаптеригій (фиг. 176 Mtp) представляетъ заднюю часть основанія плавниковаго зачатка, сочленовыя поверхности лучей (R), лежащія подъ угломъ съ метаптеригіемъ будутъ представлять переднюю часть, прилегающую въ раннихъ стадіяхъ развитія къ плечевому поясу.

Задняя часть плавниковаго зачатка представляетъ наиболѣе важный отдѣлъ его, такъ какъ въ немъ образуются метаптеригій и лучи. Въ стадіи промежуточной между В и С зачатокъ плавника значительно выростаетъ; въ немъ можно отличить периферическую и основную части; первая состоитъ только изъ эктодерма, развита сильнѣе второй и идетъ на образованіе роговыхъ лучей, вторая прилегаетъ непосредственно къ стѣнкамъ тѣла и идетъ на образованіе скелета и мышцъ. Мы займемся развитіемъ только этой послѣдней части зачатка.

Въ стадіи В—С, на препаратахъ окрашенныхъ пикрокарминомъ и просвѣтленныхъ гвоздичнымъ масломъ, въ основной части становятся замѣтными четыре полоски, идущія, въ видѣ лучей отъ точки соединенія зачатка плавника съ плечевымъ поясомъ, къ периферіи. Эти лучи, какъ видно изъ слѣдующихъ стадій развитія, заключаютъ въ себѣ зачатки мышцъ, располагающихся на наружной и внутренней поверхности плавника и зачатки будущихъ хрящей плавника. Въ этой стадіи развитія разграниченіе зачатковъ мышечныхъ пластинокъ отъ скелета еще весьма неявственно. Такихъ лучей можно различить четыре и каждый изъ нихъ на свободномъ концѣ закругленъ. Это количество вполнѣ

соотвѣтствуетъ количеству хрящевыхъ лучей появляющихся въ стадіи D, за исключеніемъ метаптеригія. На удачныхъ препаратахъ можно замѣтить, что кромѣ упомянутыхъ лучей въ основной задней части плавника находится утолщенная пластинка, занимающая тоже положеніе какъ впослѣдствіи метаптеригій. Поэтому я и разсматриваю это утолщеніе какъ зачатокъ метаптеригія. Лучи лежатъ съ боку метаптеригія подъ острымъ угломъ къ нему; слѣдовательно представляютъ отношенія нѣсколько иныя, чѣмъ въ дефинитивномъ состояніи, когда они сочленяются непосредственно съ плечевымъ поясомъ. Въ стадіи B—C эти лучи, отличающіеся гораздо меньшей величиной, чѣмъ въ послѣдующія стадіи развитія, стоятъ по отношенію къ метаптеригію такъ точно, какъ лучи бисеріальнаго архиптеригія Ceratodus, или унисеріальнаго Protopterus т. е. составляютъ рядъ пластинокъ, расположенныхъ по направленію оси метаптеригія.

Въ это время плечевой поясъ только что начинаетъ обозначаться. Онъ является въ видѣ утолщенія средняго листа, имѣющаго форму не совсѣмъ ясно очерченной дужки. Въ тѣхъ мѣстахъ, гдѣ хондрификація его зачатка подвинулась дальше, онъ нѣсколько темнѣе, чѣмъ въ остальныхъ. Такъ, въ томъ мѣстѣ, гдѣ плавникъ прикрѣпляется къ его зачатку онъ толще и темнѣе, также какъ и тамъ, гдѣ онъ прикрѣпляется къ позвоночнику. Вообще, развитіе хряща плечеваго пояса происходитъ одновременно съ прочими частями скелета, такъ что въ стадіи C плечевой поясъ является уже въ формѣ ясно обрисованной дужки, расширенной по срединѣ, въ мѣстѣ прикрѣпленія плавника. Въ это же время также развиваются и хрящи плавниковъ.

По мѣрѣ выростанія основной части плавника, лучи, которые обозначаются въ стадіи B—C, растутъ также, но принимаютъ направленіе нѣсколько отличное отъ прежняго.

Они образуютъ съ метаптеригіемъ все болѣе и болѣе острый уголъ и направляются непосредственно къ плечевому поясу. Въ стадіи C они доходятъ уже до плечеваго пояса, но сочлененія съ нимъ не образуютъ. Сочлененіе отдѣльныхъ лучей становится замѣтнымъ только въ стадіи D, гдѣ положеніе лучей и метаптеригія относительно плечеваго пояса вполнѣ похоже на дефинитивное (фиг. 175).

Плавникъ трехнедѣльной стерляди состоитъ изъ метаптеригія (фиг. 175 Mtp) и пяти лучей, изъ которыхъ 2-й, 3-й, 4-й и 5-й сочленяются съ плечевымъ поясомъ, 1-й же вклинивается между метаптеригіемъ и первымъ лучемъ. Въ раннихъ стадіяхъ развитія, при началѣ образованія лучей, мы видѣли, что кромѣ метаптеригія образуется четыре луча; изъ этого мы можемъ заключить, что пятый лучъ ближайшій къ метаптеригію образуется впослѣдствіи. Это заключеніе совершенно вѣрно. Образованіе лучей, вклинивающихся между метаптеригіемъ и первичными лучами, происходитъ не только въ раннихъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія, но идетъ вѣроятно впродолженіи всего роста стерляди. У трехмѣсячной стерляди, кромѣ метаптеригія является уже шесть лучей, изъ которыхъ четыре заднихъ сочленяются съ плечевымъ поясомъ, два переднихъ прилегаютъ къ метаптеригію. Изъ этихъ послѣднихъ ближайшій къ метаптеригію меньше своего сосѣда; на этомъ основаніи мы можемъ заключить, что онъ образовался позже его. Сочлененій между этими вторичными лучами и метаптеригіемъ еще не существуетъ у трехмѣсячной стерляди; онѣ появляются у болѣе взрослыхъ стерлядей, у которыхъ количество вторичныхъ лучей увеличивается до трехъ (очень можетъ быть что и болѣе). Количество лучей, сочленяющихся съ

метаптеригіемъ, какъ видно изъ изслѣдованій *Гегенбаура* (¹), у различныхъ осетровыхъ рыбъ различно. Такъ, у Ac. sturio ихъ только два, у Ac. rhynchaeus—ихъ четыре. Изъ указаннаго сейчасъ увеличенія вторичныхъ лучей видно, что при изслѣдованіи ихъ всегда надо имѣть въ виду возрастъ изслѣдуемой рыбы.

Въ первыхъ стадіяхъ развитія плавниковаго скелета всѣ лучи представляютъ цѣльныя хрящевыя палочки. У трехмѣсячныхъ стерлядей замѣтно уже отдѣленіе отъ нихъ втораго ряда лучей. Каждый изъ первичныхъ и вторичныхъ лучей имѣетъ на своемъ концѣ по маленькому хрящику; на метаптеригіѣ въ этой стадіи развитія такихъ отдѣлившихся хрящей я не видѣлъ. Метаптеригій имѣетъ закругленный конецъ и короче остальныхъ лучей. Извѣстно, что у взрослыхъ осетровыхъ рыбъ на концѣ метаптеригія находятся отдѣльные и расчлененные хрящи, которые (см. Gegenbaur loc. cit. Taf VIII Fig 2 mt') разсматриваются какъ часть метаптеригія. Я думаю, что это мнѣніе не имѣетъ достаточныхъ основаній и, что эти хрящи съ большимъ правомъ могутъ быть приняты за недоразвитые вторичные лучи, и именно потому что 1) вторичные лучи образуются постепенно по направленію къ метаптеригію и 2) каждый болѣе поздній лучъ меньше предыдущаго 3) на концѣ метаптеригія иногда сочленяются съ послѣднимъ два отдѣльныхъ хряща, которые дѣлятся поперекъ также точно, какъ и всѣ остальные вторичные и первичные хрящи.

Изъ представленнаго здѣсь краткаго очерка развитія переднихъ оконечностей и плечеваго пояса видно: 1) что

(¹) *Gegenbaur*. Untersuch. zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. 2-es Heft.

переднія оконечности появляются гораздо раньше плечеваго пояса, образуются независимо отъ него и только впослѣдствіи сочленяются съ нимъ 2) что скелетъ переднихъ оконечностей состоитъ изъ основной части, образующейся въ основаніи зачатка плавника: метаптеригія и четырехъ лучей и что впослѣдствіи количество лучей увеличивается 3) что первые лучи расположены относительно метаптеригія по тому же типу какъ лучи въ унисеріальномъ архиптеригіѣ и только впослѣдствіи сочленяются, независимо отъ него, съ плечевымъ поясомъ 4) что лучи, сочленяющіеся непосредственно съ метаптеригіемъ суть лучи позднѣйшаго образованія, почему я ихъ и называю *вторичными*.

Гегенбауръ, развивая свою теорію архиптеригія пришелъ, какъ извѣстно въ послѣднее время, къ чрезвычайно остроумному выводу относительно плечеваго и тазоваго поясовъ и переднихъ и заднихъ оконечностей. Онъ ([1]) разсматриваетъ плечевой и тазовой поясъ какъ гомологи жаберныхъ дугъ, а скелетъ оконечностей—какъ гомологъ лучей этихъ дугъ. Сходство плечеваго пояса съ жаберными дугами выражено, какъ въ формѣ обѣихъ этихъ частей скелета, такъ и въ отношеніи ихъ къ осевому скелету. Эмбріологическіе факты нисколько не противорѣчатъ этой гомологіи и скорѣе доказываютъ ее, такъ какъ плечевой поясъ является въ первыхъ стадіяхъ своего развитія въ видѣ дужки. Наконецъ, открытіе *Видерсгеймомъ* ([2]) жабры на плечевомъ поясѣ у Protopterus представляетъ несомнѣнныя доказатель-

([1]) *Gegenbaur*. Zur Morphologie der Gliedmassen der Wirbelthiere (Morph. Jahrbuch Bd. II стр. 396—421) и Grundriss der vergl. Anatomie 2-te Auflage.

([2]) *R. Wiedersheim*. Zur Gegenbaur'schen Hypothese über die Entstehung des Extremitätengürtels (Vortrag., gehalten im medicin. Referat. Club. zu Freiburg in B. am 11 Novbr. 1879).

ства въ пользу гипотезы Гегенбаура. Отсюда слѣдуетъ, что первая часть Гегенбауровской гипотезы, трактующая о гомологіи плечеваго пояса съ жаберной дугой, можетъ быть принята какъ истина, доказанная положительными наблюденіями. Этого покуда нельзя сказать о второй, которая разсматриваетъ скелетъ оконечностей какъ гомологъ лучей жаберныхъ дугъ. Въ пользу такой гомологіи говорятъ сходство между лучами и скелетомъ оконечностей у взрослыхъ селахій; но для твердой установки ея такое сходство не вполнѣ достаточно и требуются болѣе положительныя эмбріологическія доказательства. Факты, сообщенные здѣсь относительно развитія скелета у стерляди, не говорятъ въ пользу гомологіи скелета оконечностей и жаберныхъ лучей, такъ какъ плечевой поясъ и скелетъ оконечностей развиваются независимо другъ отъ друга. Я конечно не могу придавать этимъ фактамъ рѣшающаго значенія, такъ какъ развитіе жаберныхъ лучей у селахій, составляющихъ исходный пунктъ для сравненія, до сихъ поръ совершенно не изслѣдовано, но считаю не лишнимъ замѣтить, что болѣе подробное сравнительно-эмбріологическое изслѣдованіе представляетъ единственный вѣрный путь для положительнаго рѣшенія этого вопроса.

Въ заключеніе, я считаю необходимымъ сказать нѣсколько словъ относительно значенія лучей и метаптеригія въ скелетѣ оконечностей. *Гегенбауръ* (1) различаетъ въ плавникахъ у осетровыхъ ганоидъ: метаптеригій, три луча и мезоптеригій; мезоптеригіемъ онъ называетъ крайній хрящевой лучъ, одѣтый обыкновенно костянымъ покровнымъ

---

(1) *Gegenbaur.* Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. 2-tes Heft. стр. 150.

лучемъ. Мы видѣли изъ развитія скелета оконечностей, что всѣ хрящевые лучи образуются совершенно одинаково и тотъ лучъ, который Гегенбауръ принимаетъ за мезоптеригій сначала ничѣмъ не отличается отъ другихъ; впослѣдствіи же онъ утолщается и представляетъ, по своему положенію въ скелетѣ плавниковъ и по своему объему, нѣкоторые отличительные признаки, которые дѣлаютъ его нѣсколько похожимъ на мезоптеригій селахій. Это сходство только кажущееся и названіе мезоптеригія можетъ быть для крайняго луча допущено только въ томъ случаѣ, если бы было доказано, что мезоптеригій происходитъ изъ лучей, какъ принимаетъ Гегенбауръ, а не представляетъ часть ствола или часть метаптеригія. По *Гегенбауру* (¹), стволъ архиптеригія образуется однимъ только метаптеригіемъ; про-и мезоптеригій происходятъ изъ лучей остающихся на плечевомъ поясѣ. Этотъ взглядъ основанъ на однѣхъ только анатомическихъ данныхъ и нисколько не подтверждается развитіемъ оконечностей. Мои наблюденія (еще неопубликованныя) надъ развитіемъ переднихъ оконечностей акулъ привели меня къ заключенію, что мезо-и пропторигій образуются черезъ раздѣленіе одного общаго осеваго ствола, изъ котораго образуются также и метаптеригій. Всѣ три основные хряща (про,-мезо-и метаптерій) представляютъ у зародышей акулъ сначала одинъ общій хрящевой стволъ, который впослѣдствіи только раздѣляется на три части. Такое раздѣленіе свойственно далеко не всѣмъ рыбамъ; оно встрѣчается постоянно у селахій, у костистыхъ же рыбъ и ганоидъ, которыхъ мнѣ приходилось наблюдать, метаптеригій сначала и до конца представляетъ цѣльный стволъ. Изъ

(¹) *Gegenbaur*. Grundriss der vergl. Anatomie 2-te Auflage стр. 502.

исторія развитія селахій слѣдуетъ, что прю-и мезоптеригій имѣютъ такое же значеніе по отношенію къ лучамъ, какъ и метаптеригій т. е. они представляютъ части ствола архиптеригія. У стерлядей такого раздѣленія метаптеригія не существуетъ, а слѣдовательно у нихъ не можетъ существовать и мезоптеригія.

ГЛАВА XI.

РАЗВИТІЕ МЫШЦЪ.

Развитіе мышцъ происходитъ у стерляди неодновременно въ различныхъ частяхъ тѣла. Мышцы туловища, какъ видно изъ эмбріональнаго развитія, начинаютъ развиваться весьма рано и къ концу эмбріональнаго развитія достигаютъ довольно значительной степени дифференцированія. Мышцы головы не существуютъ и въ зачаткѣ, также какъ и мышцы плавниковъ, которыя развиваются конечно только во время образованія плавниковъ. Развитіе мышцъ головы идетъ одновременно съ развитіемъ скелета висцеральныхъ дугъ, который приводится ими въ движеніе, и начинается слѣдовательно между стадіями В и С.

1. БОКОВЫЯ МЫШЦЫ ТУЛОВИЩА.

Туловищныя мышцы развиваются изъ мускульныхъ сегментовъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ скелетороднаго слоя въ видѣ пластинокъ, представляющихъ въ концѣ эмбріональнаго развитія уже начало раздѣленія на два слоя:

внѣшній и внутренній (стр. 192). Клѣтки внѣшняго слоя пластинокъ растутъ въ продольномъ направленіи, клѣтки внутренняго—въ болѣе поперечномъ; въ послѣднихъ стадіяхъ эмбріональнаго развитія оба слоя мышечныхъ пластинокъ лежатъ близко другъ къ другу, во время же постэмбріональнаго развитія между ними появляется промежуточная соединительная ткань (фиг. 168 Imsp). Мышечныя пластинки отдѣляются другъ отъ друга также промежуточною соединительною тканью, составляющею зачатокъ ligamenta intermuscularia; эта ткань появляется еще во время эмбріональнаго развитія. Очень можетъ быть, что ткань, отдѣляющая внутренній слой мышечныхъ пластинокъ отъ наружнаго, есть только отростокъ ligamenta intermuscularia, внѣдряющійся между этими слоями.

Раздѣленіе мышечныхъ пластинокъ на два слоя есть явленіе, свойственное всѣмъ позвоночнымъ животнымъ. У всѣхъ животныхъ этого типа оба слоя превращаются въ мышцы. При этомъ у стерлядей изъ этихъ слоевъ образуются безразлично боковыя мышцы, также какъ и у селахій. Переходъ мускульныхъ пластинокъ въ туловищныя боковыя мышцы совершается весьма просто, такъ какъ самыя мускульныя пластинки по своему положенію похожи уже на отдѣльные сегменты боковыхъ мышцъ. Они принимаютъ въ послѣднихъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія форму полыхъ конусовъ, обращенныхъ верхушками назадъ (фиг. 155 Myoc). Окончательное развитіе мускульныхъ конусовъ совершается послѣ первыхъ трехъ недѣль пост-эмбріональнаго развитія.

Изъ исторіи развитія мускульныхъ пластинокъ видно, что сначала образуются спинные боковые мускулы туловища, такъ какъ мускульныя пластинки появляются на спинной части зародыша. Брюшной отдѣлъ боковыхъ мускуловъ

образуется изъ спиннаго и происходитъ вслѣдствіе разростанія мускульныхъ пластинокъ на брюшную сторону. Въ задней части тѣла это разрастаніе идетъ быстрѣе, чѣмъ въ передней, что происходитъ конечно оттого, что задняя часть по объему гораздо меньше передней. Въ хвостовой части (позади ануса) у трехнедѣльныхъ стерлядей мускульныя пластинки сходятся какъ на спинной, такъ и на брюшной сторонѣ; въ томъ мѣстѣ, гдѣ проходитъ заднепроходная кишка, пластинки не доходятъ до средины брюшной стороны фиг. 169 Imp, а въ передней части они прикрываютъ только верхнюю часть пищеварительнаго канала (фиг. 168 Imp и Amp). Возлѣ головы, брюшныя части мускульныхъ пластинокъ становятся опять нѣсколько длиннѣе, чѣмъ въ туловищѣ.

2. Мышцы головы.

Первичные сегменты доходятъ только до задней части головы зародыша. Передній первичный сегментъ граничитъ впослѣдствіи съ слуховыми капсулами; слѣдовательно и мышечныя пластинки, образующіяся изъ первичныхъ сегментовъ не переходятъ на головную часть зародыша и не могутъ давать матеріала для образованія мышцъ въ головѣ. Головныя мышцы образуются независимо отъ боковыхъ туловищныхъ мышцъ и гораздо позднѣе ихъ.

Благодаря тщательнымъ изслѣдованіямъ *Феттера* (¹) въ настоящее время имѣется довольно подробное описаніе мускулатуры головы осетровыхъ рыбъ. *Феттеръ* различаетъ слѣдующія мышцы въ головѣ у осетра: M. constrictor su-

(¹) *B. Vetter*. Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen u. Kiefermusculatur der Fische II Theil (Jenaische Zeitschr. Bd. 12).

perficialis, лежащій тотчасъ подъ кожею на брюшной сторонѣ висцеральнаго аппарата и прикрѣпляющійся нѣсколькими вѣтвями къ различнымъ частямъ скелета; одинъ изъ глубокихъ отдѣловъ его составляетъ m. mylohyoideus. Къ первой дугѣ (челюстной) *Феттеръ* относитъ m. adductor mandibulae; ко второй дугѣ три мышцы: m. protractor hyomandibularis, m. retractor hyomandibularis и m. operuclaris; жаберныя дуги снабжены мышцами: mm. interbranchialis, mm. levatores arcuum branchialium, mm adductores arc. branchialium u. mm. interarcuales ventrales. Наконецъ, онъ различаетъ еще брюшныя продольныя мышцы: m. branchiomandibularis и mm. coraco-arcuales. По своему положенію всѣ эти мышцы могли-бы быть удобно раздѣлены на спинныя и брюшныя, такъ какъ верхнія точки прикрѣпленія однѣхъ находятся ближе къ спинной, другихъ—на брюшной части головы. Изъ исторіи развитія видно, что такое раздѣленіе вполнѣ бы соотвѣтствовало эмбріологическимъ фактамъ; притомъ оно представляетъ очень важную точку опоры для сравненія головныхъ мышцъ съ мышцами туловища.

Самая ранняя стадія, на которой я наблюдалъ образованіе головныхъ мышцъ, есть стадія промежуточная между B и C (фиг. 153). Въ это время я могъ различать только большія спинныя мышцы, положеніе которыхъ относительно жаберныхъ дугъ въ этой стадіи развитія довольно интересно. Между 2-й и 3-й дугами и впереди челюстной дуги можно замѣтить пластинки, состоящія изъ удлиненныхъ многоядерныхъ клѣтокъ, представляющихъ несомнѣнно зачатки мышечныхъ клѣтокъ. По положенію этихъ мускульныхъ пластинокъ можно опредѣлить довольно явственно зачатки отдѣльныхъ мышцъ, встрѣчающихся у взрослой стерляди. Впереди первой висцеральной дуги и сбоку отверстія рта находится передняя мускульная пластинка, прикрѣпля-

ющаяся однимъ концомъ къ небноквадратной, другимъ—къ нижнечелюстной части этой дуги. Эта мускульная пластинка составляетъ зачатокъ *m. adductor mandibulae* (фиг. 153 Adm). Въ этой стадіи развитія онъ прикрѣпляется верхнимъ концомъ къ краю небноквадратной части дуги и не прикрытъ снаружи небнымъ отросткомъ (Mundrwinkelstück Феттера). Между челюстною дугою и зачаткомъ hyomandibulare помѣщается вторая мускульная пластинка, имѣющая почти треугольную форму и направленная расширеннымъ заднимъ концомъ къ hyomandibulare. Въ этой мускульной пластинкѣ нетрудно угадать зачатокъ *m. protractor hyomandibularis* (фиг. 153 Pth). Сзади второй висцеральной дуги помѣщается подобная же мышечная пластинка, направленная только своимъ переднимъ и нижнимъ концомъ къ hyomandibulare, а заднимъ съуженнымъ къ верхней сторонѣ черепа. Эта пластинка составляетъ зачатокъ *m. retractor hyomandibularis* и m. opercularis, который въ сущности представляетъ только оперкулярную часть ретрактора (фиг. 153 Lhym). Мышцы жаберныхъ дугъ въ стадіи B—C видны не ясно, вслѣдствіи незначительной ихъ величины. Судя по болѣе позднимъ стадіямъ развитія, надо полагать, что сзади каждой жаберной дуги, на верхней сторонѣ ея образуется по мышцѣ, которая составляетъ levator каждой дуги. Въ стадіи D *m. levatores arcuum branchialium* видны весьма отчетливо. Одновременно съ этими мышцами (въ стадіи D) становятся явственно видными также и мышцы брюшной части висцеральныхъ дугъ, которыя прежде, по причинѣ своей незначительной величины и непрозрачности развивающагося хряща лежащаго подъ ними, были видны не совсѣмъ явственно.

У трехнедѣльной стерляди всѣ почти мышцы головы уже развиты, хотя нѣкоторыя изъ нихъ (какъ constrictor

superficialis) еще не имѣютъ той формы какъ у взрослой стерляди. Я не могъ также найти междужаберныхъ мышцъ (m. interbranchiales) и мышцъ приводящихъ (m. adductores arcuum branchialium) жаберныя дуги. Мышцы эти не имѣютъ особенно важнаго морфологическаго значенія, такъ какъ первыя изъ нихъ: mm. intrebranchialis принадлежатъ къ жабернымъ пластинкамъ и не имѣютъ никакого отношенія къ скелету; онѣ должны быть признаны за мышцы дыхательнаго аппарата, а не за головныя, такъ какъ и дѣйствіе ихъ ограничивается только слабымъ сокращеніемъ жаберныхъ пластинокъ ([1]). Маловажное значеніе mm. adductores arcuum branchialium видно уже изъ того, что 1) эти мускулы существуютъ только въ первыхъ трехъ жаберныхъ дугахъ и 2) что онѣ служатъ помощниками мускуловъ поднимающихъ жаберныя дуги (mm. levatores arcuum branchialium); по всей вѣроятности образованіе этихъ мышцъ связано съ расчлененіемъ первыхъ дугъ.

Система головныхъ мышцъ трехнедѣльной стерляди (стадія D) состоитъ изъ слѣдующихъ частей 1) мышцъ прикрѣпляющихся къ верхней стѣнкѣ черепа и состоящихъ изъ волоконъ, имѣющихъ направленіе сверху внизъ, со спинной стороны на брюшную; 2) изъ мышцъ расположенныхъ на брюшныхъ частяхъ висцеральныхъ дугъ и имѣющихъ направленіе обратное предыдущимъ и 3) изъ брюшныхъ продольныхъ мышцъ, которыя составляютъ непосредственное продолженіе брюшныхъ мышцъ туловища и не могутъ быть разсматриваемы какъ мышцы головы. Эту послѣднюю группу мышцъ составляютъ: m. branchio mandibularis и Mm. coraco-arcuales ant. et post. Иннервація этихъ мышцъ (пер-

---

([1]) *Vetter*. loc. cit. стр. 477.

вая пара спинныхъ нервовъ), служитъ лучшимъ доказательствомъ принадлежности ихъ къ мышцамъ туловищнаго скелета.

Къ первой группѣ мышцъ относятся:

a) *M. adductor mandibulae* (фиг. 155 Adm), прикрѣпляющійся однимъ концомъ къ верхней поверхности небно-квадратнаго хряща, другимъ къ задней части меккелева хряща.

b) *M. Protractor hyomandibularis* въ этой стадіи развитія (фиг. 155 Pthm) имѣетъ форму треугольника, совершенно сходную съ формою этой мышцы въ вполнѣ развитомъ состояніи. Онъ прикрѣпляется однимъ концомъ къ черепу позади глаза, другимъ—къ передней поверхности hyomandibulare.

c) *M. Retractor hyomandibularis* (фиг. 155 Rthm) прикрѣпляется верхнимъ концомъ къ черепу, сзади hyomandibulare, переднимъ и нижнимъ концомъ—къ заднему концу hyomandibulare.

Эти три мускула составляютъ вмѣстѣ мышцы челюстной и подъязычной дуги. Верхнія мышцы остальныхъ висцеральныхъ (жаберныхъ) дугъ располагаются всегда сзади этихъ дугъ. Онѣ составляютъ:

d) *Mm. levatores arcuum branchialium* (фиг. 155 Kmm) однимъ концомъ прикрѣпляющіеся къ черепу, другимъ—къ задней поверхности каждой жаберной дуги.

Ко второй группѣ относятся:

a) *M. mylohyoideus* (фиг. 155 Mylh), который по Феттеру составляетъ глубокую часть m. constrictor superficialis. У взрослыхъ осетровыхъ рыбъ онъ дѣйствительно представляетъ часть констриктора, у трехнедѣльной же стерляди эта мышца

самостоятельна и прикрѣпляется однимъ концомъ къ нижней поверхности меккелева хряща, другимъ къ гипогіальной части второй висцеральной дуги (фиг. 155 Mylh, нижняя часть его не нарисована).

Отъ второй висцеральной дуги (подъязычной) отходитъ такая же мышца, какъ и m. mylohyoideus, составляющая впослѣдствіи, также какъ и послѣдняя, часть констриктора. У трехнедѣльной стерляди этотъ мускулъ (онъ на фиг. 155 не нарисованъ) прикрѣпляется верхнимъ концомъ къ symplecticum, нижнимъ къ средней части hyoideum. У взрослыхъ стерлядей онъ, по всей вѣроятности, превращается въ тотъ отдѣлъ констриктора, который у *Феттера* обозначенъ буквою Cs_5 (Vetter loc. cit. Таб. XII фиг. 4 и стр. 469).

b) *M. constrictor superficialis*, который чрезвычайно сильно развитъ у взрослыхъ осетровыхъ рыбъ, образующійся, какъ показываетъ развитіе, изъ сліянія нѣсколькихъ мышцъ. У трехнедѣльной стерляди онъ является въ видѣ поперечной мышцы, лежащей въ видѣ ленты у края operculum. Изъ этого зачатка образуется, какъ кажется, наибольшій отдѣлъ констриктора, обозначенный у *Феттера* Cs_1 и Cs_2. (Vetter loc. cit. фиг. 4 Таб. XII).

c) *Mm. interarcuales ventrales* располагаются относительно жаберныхъ дугъ такъ точно какъ m. levatores arcuum branchialium. Въ каждой жаберной дугѣ находится по одной брюшной мышцѣ; мышцы прикрѣпляются къ дугамъ также, какъ и въ дефинитивномъ состояніи т. е. однимъ концомъ къ цератогіальнымъ, другимъ — къ гипогіальнымъ частямъ жаберныхъ дугъ.

Представители третьей группы мышцъ: m. branchiomandibularis и mm. coracobranchiales у трехнедѣльной стерляди также являются совершенно развитыми. Я упоминалъ

уже объ нихъ выше и, такъ какъ эти мышцы не относятся собственно къ категоріи головныхъ мышцъ, то я ограничусь только тѣмъ, что было уже мною сказано.

Развитіе мышцъ и преимущественно головныхъ представляетъ до сихъ поръ одну изъ наименѣе обработанныхъ главъ эмбріологіи позвоночныхъ животныхъ. Большая часть эмбріологовъ или обходятъ развитіе этихъ органовъ молчаніемъ, или же касаются этого вопроса слегка. Мало того, не только развитіе, но и сравнительная анатомія мышечной системы до сихъ поръ представляетъ сырой неразработанный матеріалъ, заключающійся въ массѣ описаній отдѣльныхъ мышцъ у отдѣльныхъ животныхъ безъ всякой органической связи; изъ такой массы разрозненныхъ и единичныхъ фактовъ трудно составить понятіе объ общемъ планѣ организаціи мышечной системы и дѣлать какіе либо общіе выводы. Между тѣмъ, едва ли существуетъ въ тѣлѣ позвоночныхъ животныхъ система органовъ, болѣе важная для морфологіи, чѣмъ мышечная система. Мышцы представляютъ органы, которые служатъ путеводною нитью при изслѣдованіи метамеріи тѣла позвоночныхъ животныхъ. Метамерія выражается въ мышцахъ гораздо въ большей степени и яснѣе, чѣмъ въ другихъ метамерныхъ органахъ, яснѣе чѣмъ въ скелетѣ. У такихъ низшихъ представителей типа позвоночныхъ, у которыхъ скелетъ еще не представляетъ метамернаго органа, напр. у амфіокса, мышцы суть единственные органы, указывающія на метамерную организацію. Мышцы же, или ихъ зачатки (первичные сегменты), и въ эмбріональномъ состояніи у высшихъ животныхъ представляютъ органы, появленіе которыхъ составляетъ первый при-

знакъ расчлененія зародышеваго тѣла на отдѣльныя метамеры. Сравненіе развитія мышцъ позвоночныхъ животныхъ съ другими типами членистыхъ (метамерныхъ) животныхъ даетъ болѣе прочные основанія для общихъ выводовъ относительно генетической связи позвоночныхъ съ членистыми безпозвоночными формами, чѣмъ сравненіе другихъ органовъ. Если мы будемъ смотрѣть на мышечныя пластинки позвоночныхъ какъ на первые признаки метамеріи ихъ тѣла, то увидимъ, что и у безпозвоночныхъ животныхъ эти признаки метамеріи являются въ совершенно такой же формѣ. Нѣсколько лѣтъ уже прошло, какъ *Мечниковымъ* (1) и *Ковалевскимъ* (2) было показано, что у членистыхъ животныхъ (червей и артроподъ) мезодермъ въ зародышевомъ состояніи распадается на метамеры, совершенно похожія на такъ называемыя первичныя позвонки позвоночныхъ и что дальнѣйшія измѣненія этихъ метамеръ совершенно аналогичны съ измѣненіями первичныхъ позвонковъ. Эти открытія до сихъ поръ еще не получили приложенія къ изслѣдованію позвоночныхъ животныхъ; нѣтъ сомнѣнія однако, что они будутъ имѣть большое значеніе, когда морфологія позвоночныхъ животныхъ будетъ исходить изъ принципа метамеріи.

До сихъ поръ мы имѣемъ только попытки изслѣдованія метамеріи тѣла позвоночныхъ, попытки, которыя, какъ мы видѣли въ главѣ о развитіи черепа, увѣнчались полнымъ успѣхомъ. Если въ настоящее время мы съ полнымъ правомъ можемъ смотрѣть на черепъ какъ на метамерный органъ, то мы вправѣ ожидать что и другіе органы, являю-

---

(1) *Mecznikow.* Embryologie des Skorpions.
(2) *Kowalewsky.* Entwickelungsgeschichte der Würmern und Arthropoden.

щіеся какъ метамерные органы въ туловищѣ, будутъ представлять болѣе или менѣе видоизмѣненные метамеры и въ головной части позвоночнаго животнаго. Исходя изъ этого положенія, мы можемъ съ полнымъ правомъ предположить, что мускулы, какъ части ближайшія къ скелету и расположенныя въ туловищѣ въ видѣ ясно выраженныхъ метамеръ, будутъ въ головѣ также представлять метамерное расположеніе, т. е. другими словами, что головныя мышцы должны быть распредѣлены относительно метамеръ черепа такъ точно, какъ мышцы туловища относительно метамеръ позвоночника— позвонковъ. При изслѣдованіи этого вопроса, мы должны конечно имѣть въ виду, что метамеры черепа представляютъ значительныя измѣненія сравнительно съ метамерами позвоночника, а слѣдовательно должны ожидать, что головныя мышечныя метамеры будутъ представлять видоизмѣненія сравнительно съ туловищными можетъ быть и болѣе значительныя чѣмъ скелетныя метамеры.

Первый вопросъ, который является при сравненіи туловищныхъ мышцъ съ мышцами головы есть слѣдующій: можно ли въ головныхъ мышцахъ различать спинные и брюшные отдѣлы, какъ въ туловищѣ, или же въ нихъ мы находимъ гомологи однихъ только спинныхъ или брюшныхъ мышцъ? *Кёлликеръ* (¹) приходитъ къ тому убѣжденію, что головныя мышцы соотвѣтствуютъ только брюшнымъ мышцамъ туловища; представителей же спинныхъ мышцъ въ головѣ не существуетъ. Заключеніе *Келликера* основывается главнымъ образомъ, если не исключительно, на развитіи мышцъ высшихъ позвоночныхъ животныхъ, у которыхъ головныя мышцы, въ связи съ сильнымъ видоизмѣненіемъ скелета, значительно уклонились отъ первоначальнаго типа.

(¹) Entwickelungsgeschichte des Menschens etc. стр. 806.

Мои изслѣдованія относительно развитія мышцъ стерляди не подтверждаютъ Келликеровскаго взгляда. Мы видѣли, что съ самаго начала образованія мышцы распредѣляются въ два ряда: однѣ прикрѣпляются къ стѣнкѣ черепа, другія къ висцеральнымъ дугамъ. Если основаніе превертебральной части черепа (трабекулы) соотвѣтствуетъ дугамъ позвонковъ, то въ верхнемъ рядѣ головныхъ мышцъ мы имѣемъ такія мышцы, которыя по своему отношенію къ скелету соотвѣтствуютъ не брюшнымъ, а спиннымъ мышцамъ; нижній рядъ мышцъ (m. interarcuales ventrales) будетъ представлять въ такомъ случаѣ гомологи брюшныхъ мышцъ. Брюшная и спинная мышца будутъ такимъ образомъ представлять пару мышцъ соотвѣтствующую спинному и брюшному отдѣлу туловищныхъ мышцъ. Для того, чтобы рѣшить вопросъ: будетъ ли эта пара представлять вмѣстѣ съ тѣмъ метамеру, соотвѣтствующую мышечной метамерѣ туловища? разсмотримъ вкратцѣ главные моменты развитія головныхъ мышцъ.

Жаберныя дуги и жаберныя мышцы представляютъ рѣзче выраженный метамерный типъ строенія, чѣмъ челюстная и подъязычная, такъ какъ онѣ менѣе видоизмѣнены, чѣмъ переднія дуги (челюстная и подъязычная). Поэтому у нихъ мы встрѣчаемъ самыя простыя отношенія мышцъ къ скелету и гораздо рѣзче выраженную, матемерію чѣмъ въ переднихъ висцеральныхъ дугахъ и мышцахъ. При этомъ расположеніе мышцъ относительно заднихъ висцеральныхъ дугъ, какъ сохраняющее болѣе примитивный характеръ и болѣе ясную метамерію, можетъ намъ служить исходнымъ пунктомъ для изслѣдованія мышцъ челюстной и подъязычной дуги. Такъ какъ метамерія заднихъ жаберныхъ мышцъ очевидна и не требуетъ никакихъ дальнѣйшихъ поясненій, то я ограничусь здѣсь только указаніемъ на типичное расположеніе мышечныхъ метамеръ относительно метамеръ скелета (жаберныхъ дугъ).

Спинныя мышцы жаберных дугъ (m. levatores arcuum branchialium) помѣщаются всегда сзади соотвѣтственной имъ жаберной дуги и направляются впередъ и внизъ; брюшныя мышцы идутъ отъ гипобранхіальной къ цератобранхіальной части жаберной дуги. Установивши эти топографическія отношенія между мышцами и жаберными дугами, намъ будетъ нетрудно опредѣлить таковыя же отношенія между мышцами и скелетомъ переднихъ дугъ (челюстной и подъязычной).

Къ двумъ первымъ дугамъ прикрѣпляются не двѣ спинныя мышцы, какъ слѣдовало бы полагать по аналогіи съ жаберными дугами, а три: m. adductor mandibulae, m. protractor hyomandibularis и m. retractor hyomandibularis ([1]). При этомъ первая висцеральная (челюстная) дуга снабжена одною мышцею, вторая же (подъязычная) двумя, которыя прикрѣпляются къ передней и задней ея поверхности. Намъ предстоитъ рѣшить вопросъ: какія изъ этихъ мышцъ соотвѣтствуютъ этимъ висцеральнымъ дугамъ? Мы начнемъ съ ретрактора, такъ какъ эта мышца представляетъ отношенія къ висцеральной дугѣ, наиболѣе приближающіяся къ отношенію леваторовъ жаберныхъ дугъ. Ретракторъ прикрѣпляется къ черепу сзади подъязычной дуги, направляется впередъ и внизъ и прикрѣпляется къ hyomandibulare расширеннымъ передне-нижнимъ концомъ. Изъ расположенія этой мышцы видно, что она относится къ подъязычной дугѣ и притомъ совершенно также какъ жаберныя мышцы къ жабернымъ дугамъ; разница ретрактора отъ жаберныхъ леваторовъ заключается въ его бо́льшей величинѣ, что конечно составляетъ второстепенный признакъ.

([1]) Я не упоминаю здѣсь m. opercularis. такъ какъ онъ составляетъ только обособившуюся часть ретрактора и не имѣетъ отдѣльнаго зачатка.

Protractor hyomandibularis прикрѣпляется своимъ нижнимъ концомъ также къ подъязычной дугѣ и слѣдовательно по своимъ отправленіямъ долженъ быть причисленъ также къ подъязычной дугѣ. Однако, направленіе этой мышцы спереди назадъ уже отличаетъ ее отъ жаберныхъ мышцъ и ретрактора, и заставляетъ предполагать, что способъ прикрѣпленія и ходъ ея не представляютъ примитивныхъ свойствъ, но видоизмѣнены. Въ измѣненности этой мышцы еще болѣе можно убѣдиться изъ отношенія ея къ висцеральному отверстію, которое представляетъ несомнѣнную границу между висцеральными дугами. Spiraculum, образующееся изъ отверстія между первою и второю висцеральною дугами при самомъ началѣ образованія протрактора лежитъ сзади его. Изъ этого слѣдуетъ, что протракторъ образуется въ области первой (челюстной) висцеральной дуги и, такъ какъ онъ лежитъ сзади первой хрящевой дуги, то долженъ быть принятъ за мускулъ первой дуги. Въ пользу этого говоритъ и иннервація этого мускула. Онъ получаетъ нервы изъ нижнечелюстной вѣтви тройничнаго нерва (ramus max. infer. n. trigeminii). Прикрѣпленіе протрактора къ подъязычной дугѣ есть результатъ приспособленія, обусловленный вѣроятно подвижностью подвѣсочнаго аппарата челюстной дуги (hyomandibulare).

За такую же видоизмѣненную мышцу мы должны принять также и *m. adductor mandibulae*, который имѣетъ также направленіе спереди назадъ, слѣдовательно не сохраняетъ примитивнаго характера остальныхъ жаберныхъ мышцъ и не можетъ считаться мышцею челюстной дуги. Объяснить ходъ и прикрѣпленіе этой мышцы гораздо труднѣе, чѣмъ предыдущей, такъ какъ впереди ея нѣтъ висцеральной дуги. Если мы будемъ держаться тѣхъ отношеній мышцъ къ дугамъ, которыя являются въ жаберныхъ дугахъ, то должны

принять, что впереди аддуктора находилась еще висцеральная дуга, которая впослѣдствіи исчезла. Въ настоящее время между различными частями скелета мы не находимъ такихъ, которыя могли бы быть приняты за остатокъ такой проблематичной висцеральной дуги. Изъ многихъ фактовъ однако очевидно, что именно переднія висцеральныя дуги подвергались въ своемъ филогенетическомъ развитіи наибольшимъ измѣненіямъ; это доказывается какъ строеніемъ этихъ дугъ, такъ и развитіемъ ихъ и физіологическимъ отправленіемъ, которое вѣроятно и служило главною причиною измѣненія. Можетъ быть болѣе подробныя изслѣдованія строенія и развитія черепа низшихъ позвоночныхъ и выяснятъ характеръ этой проблематической висцеральной дуги; въ настоящее время, въ видѣ предположенія, можно указать на трабекулы, какъ на такую переднюю предротовую висцеральную дугу.

Во всякомъ случаѣ, разсмотрѣнные нами факты, относящіеся къ развитію и строенію головныхъ мышцъ, показываютъ, что головныя мышцы располагаются въ видѣ метамеръ, соотвѣтствующихъ по своему положенію метамерамъ черепа, и именно висцеральнымъ дугамъ. Метамерія мышцъ, выведенная эмбріологическимъ путемъ, совершенно подтверждается и анатомическими фактами, и именно отношеніемъ мышцъ къ нервамъ. Мышцы, принадлежащія извѣстнымъ висцеральнымъ дугамъ, иннервируются нервами соотвѣтствующими метамерамъ черепа, къ которымъ относятся эти дуги. Для болѣе нагляднаго представленія отношеній между мышцами, скелетомъ, нервами и висцеральными щелями, соотвѣтствующими отдѣльнымъ метамерамъ, прилагаю здѣсь табличку, поясняющую эти отношенія.

Висцеральныя щели.	Висцеральныя дуги.	Мускулы. Спинные.	Мускулы. Брюшные.	Нервы.
Отверстіе рта	—	Adductor mandibulae	Adductor mandibulae	R. max. inf. n. trigemini.
Spiracula	Первая (челюстная) дуга.	Protractor hyomandib.	Mylohyoideus.	R. max. inf n. trigemini.
1-я жаберная щель	Hyomandibulare, hyoideum.	Retr. hyom. + opercularis	часть constrictor superficialis	R. opercularis N. facialis
2-я жаберная щель	1-я жаберныя дуги	Mm. levatores arcuum branchialium	Mm. interarcuales	Rami branchiales nervi vagi (glossopharyngei).
3-я жаберная щель	2-я			
4-я жаберная щель	3-я			
5-я жаберная щель	4-я			
	5-я			

ГЛАВА XII.

РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ КРОВООБРАЩЕНІЯ.

1. СЕРДЦЕ.

Сердце къ концу эмбріональнаго развитія является въ видѣ полой трубки съ двумя отверстіями, изогнутой въ формѣ буквы S. Передній конецъ сердца, артеріальный, пере-

ходитъ въ области висцеральныхъ дугъ въ аортическія дуги; въ задній конецъ открываются вены: 1) несущія кровь изъ передней и задней спинной части зародыша — кардинальныя вены съ Кювьеровымъ притокомъ, и 2) несущія кровь изъ брюшной стороны зародыша—venae vittelo-intestinales (omphalo-mesentericae). Стѣнки сердечной трубки, какъ видно изъ развитія сердца (стр. 201—209 ч. I), состоятъ изъ двухъ слоевъ и наружнаго (мезокардіальнаго), который даетъ впослѣдствіи начало мускульному слою сердца и внутренняго (эндокардіальнаго), превращающаго въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія въ эндокардій. Какъ мускульный, такъ и эндокардіальный слой во время эмбріональнаго развитія состоятъ только изъ одного слоя клѣтокъ.

Сердце сохраняетъ свою эмбріональную форму впродолженіи первыхъ стадій (стадія A и B). Въ стадіи C оно уже изгибается, и въ это время въ немъ можно уже ясно различить предсердіе, желудочекъ и bulbus arteriosus (фиг. 160, At, Vt и BA). Форменныя измѣненія сердца и образованіе упомянутыхъ частей его до мельчайшихъ подробностей похожи на первыя стадіи развитія сердца высшихъ позвоночныхъ животныхъ; такъ какъ эти измѣненія у высшихъ животныхъ изъучены весьма подробно, то я не буду останавливаться на нихъ и укажу только на главныя изъ нихъ. Сердечная трубка изгибается у стерляди въ томъ же направленіи какъ и у другихъ позвоночныхъ животныхъ, а именно: венозный конецъ ея подпимается кзади и кверху, справа на лѣво, расширяется и образуетъ зачатокъ предсердія. Средняя часть трубки, въ которой именно и происходитъ изгибъ, представляетъ зачатокъ желудочка, который сначала имѣетъ полушарообразную форму и отдѣляется отъ предсердія и bulbus arteriosus неглубокими желобками. Верхняя часть передняго колѣна изогнутой сердечной труб-

ки превращается въ conus arteriosus. Дальнѣйшія измѣненія формы сердца состоятъ въ томъ, что предсердіе сильно увеличивается въ объемѣ и представляетъ форму овальнаго мѣшка; желудочекъ удлиняется кзади и принимаетъ конусообразную форму; такую же форму получаетъ и conus arteriosus, расширяясь въ своей задней части, пограничной съ желудочною. Въ такомъ состояніи, сердце уже имѣетъ форму похожую на дефинитивную.

Гораздо раньше, чѣмъ происходятъ описанныя здѣсь наружныя измѣненія, въ стѣнкахъ сердца уже начинается процессъ дифференцированія, ведущій въ концѣ концовъ къ объособленію въ сердцѣ упомянутыхъ трехъ частей: conus arteriosus, желудочка и предсердія. Зачатки этихъ частей сердца являются въ стадіи промежуточной между A и B и въ стадіи B, т. е. задолго еще до изгибанія сердца, и становятся замѣтными вслѣдствіе различнаго измѣненія мезокардіальнаго (мускульнаго) и эндокардіальнаго слоевъ въ разныхъ частяхъ сердца. Такъ какъ эти измѣненія существенно важны, потому что представляютъ первый признакъ объособленія частей сердца, то мы разсмотримъ ихъ подробнѣе.

Въ стадіи B сердце представляетъ еще форму трубки, съуженной въ нижнемъ, венозномъ концѣ. Въ средней части сердце нѣсколько расширено; задняя часть его отдѣляется отъ средней неглубокимъ перeжимомъ, составляющимъ зачатокъ sulcus atrio-ventriculorum; передняя имѣетъ форму цилиндрической трубки съ одинаковымъ діаметромъ на всемъ протяженіи. Значеніе каждаго изъ этихъ отдѣловъ, какъ зачатковъ частей сердца, понятно: передній отдѣлъ представляетъ зачатокъ conus arteriosus (фиг. 159 BA), средній—желудочка (фиг. 159 Vt), задній—предсердія (фиг. 159 At). По своему строенію передній отдѣлъ отличается

сильнымъ развитіемъ эндокардіальнаго слоя, который преобладаетъ надъ мезокардіальнымъ; въ среднемъ отдѣлѣ преобладающимъ слоемъ является, напротивъ, мезокардіальный: въ нижнемъ—оба слоя развиты одинаково.

Мы видѣли, что во время эмбріональнаго развитія оба слоя трубкообразнаго сердца: мезокардіальный и эндокардіальный не плотно прилегаютъ другъ къ другу. Между ними находится полость (фиг. 76 ч. I), которая начинаетъ образоваться еще при самомъ началѣ образованія сердца (фиг. 75 ч. I). Эндокардій, состоящій во время эмбріональнаго развитія изъ одного только слоя клѣтокъ (фиг. 76 Endz) похожихъ на эндотеліальныя, даетъ отростки кнаружи, которыми онъ и прикрѣпляется къ мезокардію (фиг. 76 Hzw). Такое же отношеніе слоевъ сохраняется въ переднемъ и заднемъ отдѣлѣ сердца въ періодъ дифференцированія его на камеры. Только въ среднемъ отдѣлѣ мускульный и эндокардіальный слои непосредственно прилегаютъ другъ къ другу.

Въ *conus arteriosus* и въ стадіи B (фиг. 159 BA) между верхнимъ и нижнимъ слоями сохраняется полость только мѣстами, такъ какъ эндокардіальный слой во многихъ мѣстахъ уже прилегаетъ къ наружной (мускульной) стѣнкѣ сердца. Эндокардіальный слой (фиг. 159 Env) этой стадіи развитія представляетъ наиболѣе существенныя измѣненія, такъ какъ мезокардій по прежнему состоитъ изъ одного только слоя клѣтокъ, сближенныхъ между собою и на продольныхъ разрѣзахъ представляющихъ нѣкоторое подобіе эпителія. Главную массу эндокардія составляетъ ткань, которая ближе всего подходитъ къ формѣ студенистой соединительной ткани. Эндокардіальное студенистое вещество состоитъ изъ веретенообразныцъ клѣтокъ, направленныхъ своими концами по продольной оси сердца, и изъ прозрачна-

го, совершенно однороднаго межклѣтнаго вещества. Внутренняя поверхность эндокардія выстлана слоемъ клѣтокъ, имѣющимъ всѣ свойства эндотелія и составляющимъ эндотелій сердца. Клѣтки эндотелія очень похожи на клѣтки эндокардіальнаго студня и отличаются отъ нихъ только своимъ положеніемъ и отсутствіемъ межклѣтнаго вещества, раздѣляющаго ихъ. На основаніи этого сходства и на основаніи того, что внутренній слой трубкообразнаго сердца состоитъ сначала только изъ однослойнаго эндотелія (фиг. 76) можно придти къ заключенію, что студень эндокардія происходитъ черезъ пролиферацію клѣтокъ первоначальнаго эндотелія. Между этими клѣтками образуется впослѣдствіи межклѣтное вещество, которое раздвигаетъ клѣтки другъ отъ друга и придаетъ всей ткани форму студенистой соединительной ткани. Въ пользу такого толкованія говоритъ, съ одной стороны, необыкновенно тѣсная связь между эндотеліемъ и студенистымъ веществомъ, съ другой существованіе остатковъ полости, находящейся между эндо- и мезокардіемъ.

И такъ, измѣненія передней части трубкообразнаго сердца (зачатка bulbus arteriosus) состоятъ въ разростаніи однослойнаго зачатка эндокардія и въ обособленіи въ немъ однослойнаго эндотелія отъ многослойнаго студенистаго вещества. Мезокардій не принимаетъ никакого участія въ этихъ измѣненіяхъ.

Совершенно иной характеръ имѣютъ измѣненія средней части трубкообразнаго сердца, составляющей *зачатокъ желудочка*. Здѣсь эндокардіальный слой остается пассивнымъ, а мезокардіальный, напротивъ, весьма сильно утолщается. Мезокардіальный слой превращается въ мышечный слой желудочка, развитый въ этой части сердца несравненно больше, чѣмъ во всѣхъ остальныхъ. Въ стадіи B можно уже

замѣтить, что мезокардій утолщается неравномѣрно на всемъ протяженіи будущаго желудочка и, что будущая верхняя стѣнка желудочка гораздо менѣе утолщена, чѣмъ нижняя. Утолщенія мезокардія, какъ въ верхней, такъ и въ нижней стѣнкѣ зачатка желудочка являются въ видѣ выростовъ, направляющихся отъ наружной поверхности сердца внутри, къ эндокардію. Внутренніе, свободные концы этихъ выростовъ прикрыты эндотеліемъ, натянутымъ въ видѣ одного слоя плоскихъ клѣтокъ на внутренней поверхности мезокардія. Выросты мезокардіальнаго слоя имѣютъ теперь направленіе перпендикулярное продольной оси сердца, впослѣдствіи, когда сердце изгибается, они даютъ отростки и перекрещиваются другъ съ другомъ въ различныхъ направленіяхъ. Вслѣдствіе этого стѣнка желудочка сердца принимаетъ пещеристое строеніе.

Задній отдѣлъ сердца, зачатокъ *предсердія* (фиг. 159, At) измѣняется менѣе всѣхъ прочихъ. Какъ мезокардіальный, такъ и эндокардіальный слои его состоятъ изъ одного слоя клѣтокъ и отличаются отъ эмбріональнаго состоянія только тѣмъ, что они болѣе сближены другъ съ другомъ. Между зачаткомъ желудочка и предсердія, соотвѣтственно sulcus atrio-ventriculorum эндокардій утолщается; это утолщеніе, вдающееся въ полость сердца, составляетъ зачатокъ атріо-вентрикулярнаго клапана (фиг. 159 Kl).

Въ стадіи C (фиг. 160) сердце изогнуто такъ, что прежняя средняя часть его — желудочекъ — образуетъ средину: предсердіе и bulbus arteriosus оба колѣна изогнутой трубки: переднее — bulbus arteriosus и заднее — предсердіе. Conus arteriosus (фиг. 160 BA) представляетъ мало измѣненій сравнительно съ предыдущею стадіею развитія. Мезокардіальный слой его состоитъ по прежнему изъ одного слоя мышечныхъ клѣтокъ. Эндокардій разрастается и непосред-

ственно прилегаетъ къ мезокардію; вслѣдствіе этого полость между этими обоими слоями совершенно уничтожается.

Предсердіе не представляетъ никакихъ существенныхъ измѣненій относительно своего гистологическаго строенія; оно разрастается въ ширину и представляетъ уже въ этой стадіи развитія большой тонкостѣнный мѣшокъ, съуженный по направленію къ желудочку. Атріо-вентрикулярный клапанъ (фиг. 160 Kl) также выростаетъ и въ видѣ закругленной пластинки вдается внутрь желудочка.

Наиболѣе измѣняется *желудочекъ*, мышечная стѣнка котораго утолщается и вдается внутрь въ видѣ переплетающихся между собою мышечныхъ перекладинъ. Эндотелій (фиг. 160 Endt) входитъ между перекладинами и одѣваетъ поверхность ихъ. Всѣ перекладины прикрѣпляются нижнимъ концомъ къ нижней стѣнкѣ желудочка, верхнимъ къ верхней стѣнкѣ его, на границѣ съ предсердіемъ. Расположеніе и способъ прикрѣпленія мышечныхъ перекладинъ къ стѣнкѣ желудочка довольно характеренъ для этой и последующей стадіи развитія. Всѣ перекладины прикрѣпляются къ верхней стѣнкѣ въ одной точкѣ, непосредственно впереди предсердія и отсюда расходятся въ видѣ лучей къ наружной стѣнкѣ желудочка. Такое расположеніе мышцъ желудочка замѣтно и въ стадіи промежуточной между C и D (фиг. 162). Въ стадіи D (фиг. 161) мышечныя перекладины сближаются другъ съ другомъ, вытягиваются въ длину и ложатся по направленію продольной оси сердца. Вслѣдствіи этого стѣнка желудочка мало по малу утрачиваетъ свое кавернозное строеніе и становится болѣе плотной.

Въ стадіи D начинается также образованіе клапановъ въ conus arteriosus. Они происходятъ, также какъ и атріовентрикулярные каналы, въ видѣ пластинчатыхъ отростковъ эндокардія, растущихъ внутрь полости сердца.

Развитіе перикардія, какъ мы видѣли въ 1-й части, начинается одновременно съ развитіемъ сердца. Къ концу эмбріональнаго развитія, сердце, представляющее еще простую цилиндрическую трубку, окружено перикардіальнымъ мѣшкомъ, состоящимъ изъ одного слоя плоскихъ клѣтокъ. Перикардіальный мѣшокъ, образующійся описаннымъ выше способомъ не соотвѣтствуетъ однако дефинитивному перикардію, а полость его не соотвѣтствуетъ перикардіальной полости взрослыхъ стерлядей. Эмбріональная перикардіальная полость, которую мы можемъ назвать, въ отличіе отъ дефинитивной — *первичною*, какъ есть основаніе предполагать изъ позднихъ стадій пост-эмбріональнаго развитія, превращается въ полость, находящуюся между стѣнками сердца и висцеральною пластинкою дефинитивнаго перикардія, а стѣнка первичнаго перикардія представляетъ ничто иное, какъ висцеральную пластинку дефинитивнаго перикардія. У взрослыхъ стерлядей остатокъ первичной перикардіальной полости является въ видѣ промежутковъ, лежащихъ между лимфатическими железистыми массами и трабекулами. *Р. Гертвигъ* (¹) называетъ эти полости „Umhüllungsräume“.

Въ стадіи С (фиг. 163 Pch) перикардіальная полость становится меньше сравнительно съ предыдущими стадіями развитія, вслѣдствіе того, что сердце растетъ быстрѣе, чѣмъ перикардій. Стѣнка первичнаго перикардія окружена въ этой стадіи развитія слоемъ клѣтокъ, который теперь еще довольно плотно прилегаетъ къ ней. Этотъ слой клѣтокъ составляетъ продолженіе боковыхъ пластинокъ мезодерма

(¹) *R. Hertwig.* Die lymphoiden Drüsen auf der Oberfläche des Störherzens (Arch. f. microsc. Anatomie Bd. 9).

и представляетъ зачатокъ паріетальнаго листа перикардія. Къ сожалѣнію я не имѣлъ случая изслѣдовать болѣе позднія стадіи развитія перикардія и не могъ прослѣдить измѣненія его съ желаемою полнотою. На основаніи описываемой теперь стадіи развитія и на основаніи строенія сердца и перикардія взрослыхъ осетровъ, я прихожу къ заключенію, что заростаніе первичной перикардіальной полости идетъ одновременно съ развитіемъ лимфатическихъ железъ сердца и объусловливается послѣднимъ. Образованіе дефинитивной полости перикардія происходитъ черезъ расширеніе пространства лежащаго между паріетальной и висцеральной пластинкой перикардія.

Уже давно извѣстно, что поверхность сердца у осетровыхъ рыбъ покрыта буграми, значеніе которыхъ истолковывалось различными анатомами различно. Въ настоящее время не подлежитъ сомнѣнію, что эти органы суть *лимфатическія железы*; по изслѣдованію *Р. Гертвига* (¹) онѣ происходятъ изъ висцеральнаго листа перикардія. Въ стадіи С отъ висцеральнаго листа (стѣнки первичной перикардіальной полости) отходятъ полые отростки въ видѣ слѣпыхъ мѣшковъ, направленныхъ слѣпыми концами къ стѣнкѣ сердца. На фиг. 163 видно нѣсколько такихъ мѣшковъ, изъ которыхъ одинъ разрѣзанъ по всей длинѣ вдоль; на этомъ послѣднемъ (фиг. 163 Lpd) связь съ висцеральной пластинкой перикардія видна очень ясно. Положеніе упомянутыхъ мѣшковъ и отношеніе ихъ къ перикардію даютъ довольно вѣрныя указанія относительно ихъ значенія. Руководствуясь этими признаками, мнѣ кажется, можно съ большею долею вѣроятія сказать, что эти мѣшки представляютъ зачатки лимфатическихъ железъ сердца.

(¹) loc. cit.

2. КРОВЕНОСНЫЕ СОСУДЫ.

Недостатокъ прозрачности молодыхъ стерлядокъ и незначительная величина ихъ составляютъ довольно важныя препятствія при изслѣдованіи кровеносныхъ сосудовъ. Когда въ болѣе позднихъ стадіяхъ пост-эмбріональнаго развитія рыбки становятся прозрачнѣе, выступаетъ другое препятствіе, а именно развитіе пигмента въ различныхъ мѣстахъ тѣла, которое въ значительной степени мѣшаетъ изслѣдованію сосудовъ. Поэтому развитіе нѣкоторыхъ частей сосудистой системы, главнымъ образомъ глубокихъ сосудовъ, не можетъ быть изслѣдовано во всѣхъ подробностяхъ.

Мы видѣли, что въ эмбріональномъ состояніи образуются уже большіе артеріальные и венозные стволы, жаберные сосуды и сосуды такъ называемаго желточнаго пузыря. Эти сосуды мы находимъ и у вылупившейся стерляди, съ которой мы и начнемъ наше описаніе.

Артеріальная система въ стадіи А не представляетъ выдающихся особенностей сравнительно съ другими рыбами и вообще зародышами позвоночныхъ животныхъ. Изъ передняго конца сердца отходятъ аортическія стволы въ висцеральныя дуги; переходя на спинную сторону по всей вѣроятности они соединяются вмѣстѣ для образованія корня аорты. Я могъ прослѣдить аортическія дуги только въ ихъ среднихъ частяхъ, такъ какъ заднія части ихъ, вслѣдствіе непрозрачности рыбки совершенно ускользаютъ отъ наблюденія. У вылупившейся стерляди (фиг. 86, [1], [2], [3]) я могъ различить только три аортическія дуги, соотвѣтственно количеству жаберныхъ дугъ. Каждая сосудистая дуга проходитъ по срединѣ висцеральной. Отъ передней аортической дуги отходитъ сосудъ впередъ, который нѣсколько загибается на спинную сторону по направленію къ тому мѣсту,

гдѣ находится глазъ. Эта артерія соотвѣтствуетъ артеріи, описанной *Бэромъ* (¹) у зародышей костистыхъ рыбъ подъ именемъ мозговой артеріи съ вѣтвью къ глазу (arteria ophtalmica). Въ задней части головы всѣ аортическія дуги сходятся вмѣстѣ и образуютъ два ствола, лежащіе подъ хордою и сливающіеся нѣсколько дальше назадъ въ одинъ общій стволъ—аорту. Аорта у стерлядей, какъ видно изъ эмбріональнаго развитія образуется не изъ двухъ стволовъ, какъ у многихъ другихъ позвоночныхъ животныхъ, но съ самаго начала представляетъ одинъ непарный сосудъ. Въ этомъ отношеніи ганоиды отличаются отъ, близкихъ къ нимъ по системѣ, селахій, у которыхъ, какъ и у птицъ и млекопитающихъ аорта является сначала въ видѣ парныхъ сосудовъ. Весьма вѣроятно, что существованіе одинарнаго или парнаго ствола аорты находится въ связи съ способомъ образованія сердца, и что аорта является парною у тѣхъ животныхъ, у которыхъ зачатокъ сердца парный, и наоборотъ, непарною у не имѣющихъ парнаго зачатка сердца. У селахій находится сначала парная аорта и парный зачатокъ сердца, у ганоидъ—непарная аорта и непарный зачатокъ сердца.

На всемъ протяженіи аорты отъ нея отходятъ сосуды вверхъ, которые располагаются между мускульными пластинками, загибаются дугообразно на спинной сторонѣ и переходятъ въ вены. Эти сосуды (фиг. 86 Aivt) соотвѣтствуютъ *arteriae intervertebrales* мальковъ костистыхъ рыбъ. У костистыхъ рыбъ ходъ и развѣтвленіе этихъ артерій нѣсколько иное чѣмъ у стерляди. У Cyprinus Blicca, по *Бэру*, въ первый день пост-эмбріональнаго развитія не всѣ по-

---

(¹) *C. E. v. Baer.* Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische.

звонки снабжены этими артеріями; межпозвоночныя артеріи и вены у нихъ чередуются такъ, что на каждый позвонокъ приходится артерія, или вена. У стерляди на каждый позвонокъ приходится артерія и вена. Артеріи лежатъ позади венъ.

Аорта не доходитъ до задняго конца хорды; она оканчивается впрочемъ недалеко отъ послѣдняго. Задній конецъ аорты непосредственно переходитъ въ вену совершенно также какъ и у костистыхъ рыбъ (см. *Boer* loc. cit. фиг. 20). Соединеніе обоихъ сосудовъ происходитъ посредствомъ дугообразнаго сосуда (фиг. 86 Vbg), находящагося между задними концами аорты и хвостовой вены.

Венозная система въ стадіи А нѣсколько сложнѣе артеріальной. Между венозными сосудами можно различать двѣ группы: 1) вены, идущія на спинной сторонѣ тѣла и соотвѣтствующія венамъ тѣла другихъ животныхъ (кардинальныя вены) и 2) вены, находящіяся на брюшной сторонѣ и проходящія вдоль пищеварительнаго канала и на желточномъ пузырѣ; эти послѣдніе сосуды соотвѣтствуютъ желточнымъ венамъ. У вылупившейся стерляди существуютъ уже и кардинальныя, и желточныя вены.

Кардинальныя вены не представляютъ никакихъ особенностей сравнительно съ такими же сосудами другихъ рыбъ. На задней части тѣла, не далеко отъ заднепроходнаго отверстія, онѣ (фиг. 86 V. Card) соединяются вмѣстѣ и переходятъ въ хвостовую вену (v. caudalis)—(фиг. 86. Vcand). Въ стадіи А я могъ различить только задніа кардинальныя вены и, не смотря на всѣ усилія, не могъ найти переднихъ кардинальныхъ (v. jugularis) венъ. Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія (начиная съ стадіи С) v. jugulares можно найти безъ труда. На основаніи этихъ наблюденій весьма вѣроятно, что переднія кардинальныя вены образу-

ются гораздо позднѣе заднихъ. Заднія кардинальныя вены переходятъ на передней части въ поперечные довольно длинные сосуды, направляющіеся къ сердцу и открывающіеся въ задній конецъ послѣдняго (фиг. 86 Dc). Эти сосуды составляютъ Кювьеровы протоки (Ductus Cuvieri), какъ легко можно убѣдиться по положенію ихъ и отношенію къ сердцу. Когда образуются переднія кардинальныя вены, то и онѣ, соединяясь съ задними, также открываются въ Кювьеровы протоки. На всемъ протяженіи кардинальныхъ венъ отъ нихъ отходятъ поперечные сосуды, помѣщающіеся между мускульными пластинками (фиг. 86 Vint). По своему положенію они соотвѣтствуютъ межпозвоночнымъ артеріямъ и лежатъ въ междумускульныхъ перегородкахъ возлѣ артерій. Поэтому ихъ можно назвать межпозвоночными венами (v. intervertebrales). Выше было уже сказано, что art. intervertebrales переходятъ дугообразно въ v. intervertebrales, какъ это видно на фиг. 86. Въ каждой сосудистой дужкѣ, обнимающей мускульную пластинку межпозвоночная вена лежитъ впереди артеріи.

Отъ хвостовой вены, на уровнѣ заднепроходнаго отверстія, отходитъ венозный стволъ, сопровождающій заднюю кишку на всемъ ея протяженіи (фиг. 86 Vab). Эта вена несетъ часть крови, попадающей въ хвостовую вену, впередъ и по брюшной сторонѣ и принадлежитъ къ группѣ желточныхъ венъ. Я называю ее брюшной веной (v. abdominalis). Въ стадіи A она соединяется съ системой кардинальныхъ венъ только на заднемъ своемъ концѣ; впослѣдствіи же, когда уничтожается непосредственный переходъ аорты въ v. caudalis черезъ дугообразный соединительный сосудъ, соединеніе v. abdominalis съ хвостовою веною совершается при помощи особыхъ поперечныхъ сосудовъ, образующихся вновь.

Брюшная вена, подходя къ желточному пузырю, прерывается и соединяется съ цѣлой сѣтью сосудовъ, расположенныхъ на желточномъ пузырѣ. Такъ какъ эти сосуды (фиг. 86 Vg) занимаютъ поверхностное положеніе, лежатъ тотчасъ же подъ кожею, то на живыхъ экземплярахъ можно довольно легко прослѣдить ихъ ходъ. Въ стадіи А сосуды желточнаго пузыря состоятъ изъ продольныхъ сосудовъ расположенныхъ въ двѣ группы, и соединенныхъ поперечными анастомозами (на фиг. 86 нарисована только лѣвая группа желточныхъ венъ; правая имѣетъ совершенно такое же положеніе). Подходя къ сердцу, всѣ мелкіе желточные сосуды каждой группы сливаются вмѣстѣ и образуютъ большой и очень широкій венозный стволъ который направляется къ заднему концу сердца и впадаетъ въ него между мѣстами впаденія Кювьеровыхъ протоковъ (фиг. 86). Желточныя вены впадаютъ въ сердце двумя такими сосудами.

Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія венозная система представляетъ значительныя измѣненія. Болѣе всего измѣняются абдоминальная и желточныя вены. Кардинальныя вены не представляютъ существенныхъ перемѣнъ, такъ какъ въ стадіи А они имѣютъ уже дифинитивное положеніе, такое же, какъ у взрослой стерляди, за исключеніемъ конечно отсутствія v. jugulares, которыя образуются послѣ вылупленія стерляди.

Съ развитіемъ спиральнаго клапана въ задней кишкѣ, отношеніе хвостовой вены къ абдоминальной измѣняется. По ходу спиральнаго клапана между хвостовой и брюшной веной образуются поперечные венозные стволы, помѣщающіеся между спиралями кишечнаго клапана. Сначала такихъ сосудовъ образуется только три, которые проходятъ въ задней части кишки, впослѣдствіи же количество ихъ

увеличивается образованіемъ новыхъ, переднихъ сосудовъ. Вслѣдствіе образованія поперечныхъ сосудовъ, кровь проходитъ изъ хвостовой вены не непосредственно въ абдоминальную, но переходитъ черезъ поперечные сосуды.

Желточныя вены (фиг. 86 Vg) измѣняются соотвѣтственно съ измѣненіемъ желточнаго пузыря и развитіемъ печени. Въ стадіи B—C, когда печень становится видимою черезъ наружные покровы, желточныя вены становятся менѣе явственными и въ болѣе позднихъ стадіяхъ развитія онѣ уже совершенно незамѣтны. Одновременно съ исчезновеніемъ желточныхъ венъ на наружной поверхности желточнаго пузыря, можно замѣтить на продольныхъ разрѣзахъ, обширные сосуды, лежащіе въ печени (фиг. 170 Vhp). Такъ какъ развитіе венъ печени идетъ рука объ руку съ исчезаніемъ желточныхъ венъ, то я думаю, что самое исчезаніе можно объяснить тѣмъ, что желточныя вены захватываются развивающеюся печенью и превращаются въ вены печени. Въ пользу этого говоритъ то, что брюшная вена, находящаяся въ непосредственномъ соединеніи съ желточными венами, превращается въ воротную вену (v. portae). На живыхъ стерлядяхъ изъ стадій B—C, C и D можно очень удобно прослѣдить какъ кровь движется по v. abdominalis впередъ до ductus hepaticus; далѣе, вслѣдствіе непрозрачности печени, ходъ венъ изслѣдовать нельзя, и для изслѣдованія его надо прибѣгнуть къ разрѣзамъ, которые служатъ хорошими объектами для изслѣдованія сосудовъ внутри органовъ.

Изъ всего сказаннаго слѣдуетъ, что у вылупившейся стерляди одна часть венозной системы, именно система кардинальныхъ венъ, существуетъ уже въ такой формѣ, которая непосредственно и безъ особыхъ измѣненій переходитъ въ дефинитивную, другая же—система желточныхъ венъ—

измѣняется и превращается въ концѣ концовъ въ систему воротной вены.

Сравнивая развитіе сердца и кровеносныхъ сосудовъ стерляди съ развитіемъ этихъ органовъ у другихъ позвоночныхъ животныхъ, нетрудно замѣтить изъ сообщенныхъ фактовъ, что общій ходъ развитія органовъ кровообращенія не представляетъ никакихъ существенныхъ особенностей сравнительно съ извѣстными въ эмбріологіи фактами по этому предмету. Стерлядь представляетъ только новое доказательство послѣдовательности развитія органовъ кровообращенія позвоночныхъ животныхъ и связи, которая существуетъ между различными классами этого типа. Поэтому я не буду долго останавливаться на сравненіи развитія сосудистой системы стерляди съ развитіемъ ея у другихъ позвоночныхъ животныхъ и ограничусь только нѣсколькими замѣчаніями относительно брюшнаго отдѣла венозной системы: vena abdominalis и желточныхъ венъ. У ганоидъ и селахій форма такъ называемаго желточнаго пузыря различна, также какъ и отношенія этого пузыря къ тѣлу. Поэтому конечно слѣдуетъ предполагать, что и сосудистая система желточныхъ пузырей будетъ также представлять отличія у обоихъ этихъ порядковъ рыбъ. Такъ какъ соединеніе желточнаго пузыря съ тѣломъ у селахій похожее нѣсколько на соединеніе его у амніотъ, происходитъ посредствомъ кишечно—желточнаго протока, то можно было бы предполагать, что и сосуды, располагающіеся на желточномъ пузырѣ селахій и амніотъ будутъ представлять между собою сходство. У селахій можно ожидать такую форму развитія кровеносныхъ сосудовъ желточнаго пузыря, изъ которой можно было бы, съ одной стороны вывести

форму сосудовъ амніотъ съ другой уяснить себѣ различія въ развитіи сосудовъ послѣднихъ съ развитіемъ ихъ у анамній, т. е. переходную форму сосудистой системы между этими двумя главными группами позвоночныхъ животныхъ. Поэтому сравненіе развитія желточныхъ сосудовъ стерлядей и селахій обѣщаетъ быть весьма плодотворнымъ для обобщеній относительно развитія эмбріональнаго кровообращенія. Къ сожалѣнію въ настоящее время это сравненіе не можетъ дать желаемыхъ результатовъ, такъ какъ изъ фактовъ извѣстныхъ относительно развитія сосудовъ у селахій можно заключить только о различіи ихъ какъ съ ганоидами, такъ и съ амніотами, но не о сходствѣ. По изслѣдованіямъ *Бальфура* ([1]), органы кровообращенія желточнаго пузыря у Scyllium устроены по совершенно другому типу, чѣмъ у амніотовъ (loc. cit. стр. 237). Съ другой стороны изъ описанія и рисунковъ *Бальфура* видно, что эти органы устроены также совершенно иначе, чѣмъ и у ганоидъ. При этомъ я долженъ замѣтить, что отношеніе венъ желточнаго пузыря у селахій къ венамъ тѣла совершенно не выяснено у Бальфура, какъ равно, къ сожалѣнію, не изслѣдовано и образованіе воротной системы печени. Все это конечно затрудняетъ сравненіе венозной системы желточнаго пузыря селахій и ганоидъ и отношеніе между венозной системой послѣднихъ и амніотъ. Поэтому, я удержусь отъ окончательнаго опредѣленія гомологіи желточныхъ венъ стерляди съ венами амніотъ и замѣчу только, что противъ этой гомологіи не существуетъ никакихъ существенныхъ доводовъ. Желточныя вены стерляди, какъ и venae omphalo-mesentericae амніотъ располагаются на жел-

([1]) A Monograph etc. стр. 233—237.

точномъ пузырѣ и открываются въ задній конецъ сердца. У амніотъ онѣ не принимаютъ участія въ образованіи воротной вены; но это происходитъ потому, что съ появленіемъ пупочныхъ венъ, онѣ утрачиваютъ свое первоначальное значеніе и уступаютъ его послѣднимъ. У стерляди и по всей вѣроятности у другихъ рыбъ и амфибій (*Götte*, Unke), гдѣ не существуетъ пупочныхъ венъ, желточныя вены суть единственныя, которыя несутъ кровь изъ брюшной части тѣла въ сердце и, при образованіи печени, захватываются ею, превращаясь вмѣстѣ съ абдоминальною веною въ воротную вену (v. portae).

ГЛАВА XIV.

РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ ПИЩЕВАРЕНІЯ.

1. ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ КАНАЛЪ.

Какъ видно изъ исторіи эмбріональнаго развитія (часть 1-я), пищеварительный каналъ принадлежитъ къ числу самыхъ первыхъ (по времени) образованія органовъ стерляди. Онъ начинаетъ развиваться при переходѣ бластулы въ гаструлу и является сначала въ формѣ мѣшка, открытаго наружу Русконіевымъ отверстіемъ (бластопоромъ). По окончаніи инвагинаціи энтодерма для образованія пищеварительной полости Русконіево отверстіе замыкается, какъ это было описано въ 1-й части, и пищеварительная полость представляетъ замкнутый мѣшокъ, сообщающійся съ по-

лостью спинномозговой трубки. Въ замкнутой пищеварительной полости можно уже различить туловищную (среднюю) часть (фиг. 50, 51 Pd) отъ задней; первая представляетъ зачатокъ передней и средней кишки, вторая—задней. Средняя часть пищеварительной полости ограничивается со спинной стороны однимъ слоемъ клѣтокъ (фиг. 50 и 51 En), брюшная же стѣнка ея состоитъ изъ утолщенія (фиг. 50 и 50 En′), соотвѣтствующаго такъ называемому кишечно-железистому зачатку амфибій („Darmdrüsenkeim“ Ремака). На брюшной сторонѣ средняя часть пищеварительнаго канала удлиняется, какъ и у амфибій въ слѣпой отростокъ (фиг. 49, 50 и 51 Pd′), (дополнительная часть пищеварительной полости) — который, по видимому, не принимаетъ никакого участія въ развитіи пищеварительнаго канала и представляетъ провизорное образованіе, морфологическое значеніе котораго не совсѣмъ ясно. Задняя кишка представляетъ трубку, довольно широкую во время существованія бластопора и постепенно съуживающуюся, во время замыканія бластопора. Стѣнки задней кишки состоятъ изъ однослойнаго эпителія. Къ концу эмбріональнаго развитія происходитъ образованіе anus'а и атрофія трубки, соединяющей пищеварительную полость съ спинномозговой трубкой. Образованіе ануса, описанное въ 1-й части (стр. 215 и 216), нарисовано на фиг. 167. Оно начинается появленіемъ въ задней части пищеварительнаго канала слѣпаго отростка, который растетъ по направленію къ экзодерму и приподнимаетъ его въ видѣ бугра (фиг. 167 Kc). Слѣпой *анальный* отростокъ кишки, раздѣляетъ заднюю кишку на двѣ части: переднюю — *преанальную*, которая лежитъ впереди анальнаго слѣпаго отростка (фиг. 167 Jcr) и заднюю—*постанальную*, лежащую сзади отъ анальнаго отростка и простирающуюся отъ послѣдняго до задняго конца спинно-

мозговой трубки. Преанальная кишка составляетъ зачатокъ дефинитивной задней кишки, пост-анальная—не принимаетъ никакого участія въ образованіи пищеварительнаго канала и вскорѣ совсѣмъ исчезаетъ. Къ концу развитія она теряетъ полость, а у вылупившихся стерлядей я не находилъ уже и слѣда ея.

Въ началѣ пост - эмбріональнаго развитія образуется отверстіе рта; приготовительные процессы къ образованію этого отверстія, именно появленіе ротоваго углубленія и срастаніе слѣпаго передняго конца пищеварительной полости со стѣнкою этого углубленія были описаны въ 1-й части. Образованіе ротоваго отверстія я не имѣлъ случай наблюдать, но полагаю, что оно происходитъ, какъ и въ большинствѣ случаевъ, черезъ разрушеніе эктодермическихъ и энтодермическихъ клѣтокъ въ мѣстѣ соприкосновенія обоихъ этихъ листовъ.

Пищеварительный каналъ вылупившейся личинки состоитъ изъ трехъ частей: 1) передней кишки, которая открывается отверстіемъ рта, даетъ начало жабернымъ мѣшкамъ, прорывающимся жаберными отверстіями и соединяется съ средней кишкой на спинной сторонѣ послѣдней 2) средней кишки, которая, какъ и передняя, не представляетъ форму кишки, а имѣетъ скорѣе форму пузыря съ сильно утолщенной брюшной и тонкой спинной стѣнками; полость средняго отдѣла пищеварительнаго канала къ концу эмбріональнаго развитія наполняется клѣтками кишечно-железистаго зачатка до того, что совершенно почти исчезаетъ. Средняя кишка, благодаря обилію питательнаго матеріала, заключающагося въ ней, выдается въ зародышѣ на подобіе пузыря и составляетъ такъ называемый желточный пу-

зырь ([1]) (фиг. 86 Db, фиг. 171 Mg). 3) Задняя кишка (фиг. 86 R) начинается у корня хвоста и идетъ въ видѣ трубки, постепенно съуживающейся кзади, къ заднепроходному отверстію, которымъ она и открывается наружу. Вскорѣ послѣ вылупленія зародыша изъ яйца начинается развитіе каждой изъ этихъ частей, которое къ концу третьей недѣли жизни стерляди болѣе или менѣе оканчивается. У трехнедѣльныхъ стерлядей въ пищеварительномъ каналѣ находится очень мало желтка, а различные отдѣлы пищеварительнаго канала принимаютъ форму, сходную съ дефинитивной. Послѣ этихъ предварительныхъ замѣчаній мы можемъ перейти къ описанію развитія каждой изъ названныхъ сейчасъ частей.

1) *Передняя кишка* (фиг. 171 Vd) въ общемъ имѣетъ форму воронки сплющенной со спинной стороны на брюшную. Она заходитъ заднимъ своимъ концомъ за переднюю часть средней кишки (Mg) и открывается на спинной сторонѣ въ послѣднюю. Большая часть передней кишки идетъ на образованіе жабернаго аппарата, которое было описано въ 1-й части. Здѣсь я упомяну только о томъ что образованіе жаберныхъ отверстій происходитъ въ началѣ пост-эмбріональнаго развитія. Не всѣ жаберныя отверстія появляются за-разъ; сначала образуются переднія, потомъ за ними слѣдуютъ заднія.

Въ стадіи B начинается образованіе *жаберныхъ пластинокъ*, которыя въ слѣдующей стадіи развитія значительно выростаютъ. Жаберныя пластинки образуются какъ выро-

---

([1]) Я называю эту часть желточнымъ пузыремъ только на основаніи наружнаго сходства ея съ желточнымъ пузыремъ костистыхъ рыбъ. У стерлядей желточный пузырь представляетъ однако существенную разницу отъ одноименнаго образованія костистыхъ рыбъ, такъ какъ онъ состоитъ изъ энтодермическихъ клѣтокъ, изъ которыхъ центральныя превращаются въ питательный желтокъ, периферическія же непосредственно переходятъ въ стѣнку будущаго пищварительнаго канала.

сты слизистой оболочки, одѣвающей края жаберныхъ дугъ. Слизистая оболочка утолщается и на краю ея появляются маленькія бугорки, которые составляютъ начало жаберныхъ пластинокъ. На краю каждой жаберной дуги образуется по два продольныхъ утолщенія, идущихъ параллельно другъ другу; вслѣдствіе этого жаберныя пластинки представляютъ парные отростки жаберныхъ дугъ. Образованіе и ростъ жаберныхъ пластинокъ происходятъ не одновременно на протяженіи всей жаберной дуги. Въ задней части этотъ процессъ идетъ быстрѣе чѣмъ въ передней, поэтому въ задней части мы встрѣчаемъ болѣе развитыя пластинки, чѣмъ въ передней, какъ это видно изъ сравненія фиг. 128 и 131. На фиг. 128, представляющей горизонтальный разрѣзъ изъ задней части тѣла стерляди жаберныя пластинки являются въ видѣ довольно длинныхъ цилиндрическихъ отростковъ, тогда какъ на фиг. 131 слизистая оболочка представляетъ только зачатки жаберныхъ пластинокъ, являющіеся въ формѣ маленькихъ бугорковъ.

По мѣрѣ развитія жаберныхъ пластинокъ въ нихъ образуются сосуды. Въ вполнѣ развитомъ состояніи каждая пластинка заключаетъ два сосуда, переходящіе другъ въ друга на закругленномъ концѣ пластинки. Наружный сосудъ—артеріальный, внутренній, проходящій по внутреннему краю пластинки — венозный. Стѣнки сосудовъ устланы эндотеліемъ который можно очень легко наблюдать на свѣжихъ и на просвѣтленныхъ препаратахъ.

Задняя часть передней кишки, слѣдующая за жаберною полостью (респираторнымъ или головнымъ отдѣломъ пищеварительнаго канала), превращается въ *пищеводъ*. Она представляетъ сплющенную, воронкообразную трубку, открывающуюся въ заднюю стѣнку средней кишки. У вылупившихся стерлядей эта часть пищеварительнаго канала представля-

етъ короткую трубку; въ стадіи C трубка удлиняется и въ стадіи D представляетъ уже длинную трубку, открывающуюся по прежнему въ заднюю часть желудка; къ концу третьей недѣли эпителій oesophagus становится мерцательнымъ. Клѣтки его отличаются чрезвычайно толстымъ кутикулярнымъ ободкомъ, помѣщающимся подъ мерцательными волосками. На поперечныхъ разрѣзахъ этотъ ободокъ является въ видѣ рѣзко очерченной линіи, ограничивающей внутреннюю поверхность пищевода.

2. *Средняя кишка.* Подъ именемъ средней кишки слѣдуетъ различать у молодыхъ стерлядей не тотъ отдѣлъ, который обозначается этимъ именемъ у взрослыхъ. Выше было сказано уже, что изъ эмбріональной средней кишки развиваются не только тонкія кишки, но и желудокъ, слѣдовательно часть пищеварительнаго канала, относимая обыкновенно къ передней кишкѣ. Средняя кишка образуется изъ первичной пищеварительной полости, появляющейся ранѣе всѣхъ другихъ отдѣловъ пищеварительнаго канала черезъ инвагинацію энтодерма. Другіе отдѣлы (передняя и задняя кишка) образуются изъ нея впослѣдствіи и представляютъ по своему строенію значительныя отличія отъ средней кишки: стѣнки ихъ состоятъ изъ однослойнаго эпителія съ небольшимъ количествомъ питательнаго желтка, тогда какъ брюшная стѣнка средней кишки состоитъ изъ комка клѣтокъ (кишечножелезистый зачатокъ). Поэтому границу средней кишки отъ другихъ отдѣловъ пищеварительнаго канала, во всѣхъ стадіяхъ эмбріональнаго и пост-эмбріональнаго развитія, опредѣлить весьма легко. Переднюю границу ея составляетъ задняя часть передней кишки; заднею границею ея будетъ начало хвостовой части пищеварительнаго канала,—начало задней кишки (см. фиг. 171 Jnt, Vd, Mg).

Къ концу эмбріональнаго развитія въ средней кишкѣ происходятъ весьма существенныя гистологическія измѣненія. Центральныя клѣтки кишечно-железистаго зачатка (брюшной стѣнки средней кишки) теряютъ ядра и превращаются въ комки питательнаго матеріала. Онѣ теряютъ также связь между собою и наполняютъ всю прежнюю первичную пищеварительную полость. На поперечныхъ разрѣзахъ, изъ послѣднихъ стадій эмбріональнаго развитія, полости замѣтить уже нельзя. Спинная стѣнка средней кишки состоитъ по прежнему изъ одного слоя эпителіальныхъ клѣтокъ. На брюшной стѣнкѣ также можно различить слой клѣтокъ съ ядрами, представляющій зачатокъ будущей эпителіальной брюшной стѣнки средней кишки и вмѣстѣ съ тѣмъ остатокъ периферическихъ клѣтокъ кишечно-железистаго зачатка. Эти клѣтки больше клѣтокъ спинной стѣнки кишки потому, что они заключаютъ бо́льшее количество питательнаго матеріала, чѣмъ послѣднія.

Измѣненія центральныхъ клѣтокъ средней кишки, начинающіяся во время эмбріональнаго развитія продолжаются послѣ вылупленія зародыша изъ яйца. Комки питательнаго матеріала (прежнія клѣтки кишечно-железистаго зачатка) сливаются другъ съ другомъ, распадаются и образуютъ вмѣстѣ массу питательнаго желтка, наполняющую полость средней кишки. Въ этой массѣ (фиг. 171 Mg) нельзя уже различить слѣдовъ прежнихъ клѣтокъ. При этомъ периферическія клѣтки брюшной стѣнки средней кишки получаютъ болѣе рѣзкія очертанія и образуютъ непрерывный слой, соединяющійся назади съ спинной стѣнкой первичной пищеварительной полости. Клѣтки эти неодинаковой величины, вслѣдствіе того, что заключаютъ различное количество питательнаго желтка. Питательный желтокъ скопляется обыкновенно на внутреннихъ частяхъ клѣтокъ, обра-

щенныхъ къ полости средней кишки; периферическія части клѣтокъ обыкновенно имѣютъ питательный желтокъ въ гораздо меньшемъ количествѣ, состоятъ изъ мелкозернистой протоплазмы и заключаютъ ядра. Образчикомъ такого строенія клѣтокъ можетъ служить нарисованная на фиг. 171 часть брюшной стѣнки дефинитивной кишки (фиг. 171 Int), происходящая также изъ брюшной стѣнки первичной средней кишки. Препаратъ, нарисованный на указанной фигурѣ поучителенъ еще въ томъ отношеніи, что представляетъ довольно наглядно разницу въ строеніи клѣтокъ, происшедшихъ изъ кишечно-железистаго зачатка и тѣхъ, которыя образовались изъ спинной стѣнки средней кишки и изъ задней кишки. Первыя (фиг. 171 Jnt) представляютъ довольно значительную, но неодинаковую у всѣхъ величину и упомянутыя сейчасъ периферическую (протоплазмическую) и внутреннюю, наполненную желткомъ, части; вторыя (фиг. 171 R) являются въ формѣ ровнаго слоя цилиндрическихъ клѣтокъ, несодержащихъ питательнаго желтка. Въ стадіи C (фиг. 169) обособленіе периферическихъ клѣтокъ кишечно-железистаго зачатка отъ желтка выражается еще рѣзче; вся брюшная стѣнка средней кишки (желудка) состоитъ изъ сплошнаго ровнаго слоя цилиндрическихъ эпителіальныхъ клѣтокъ, непрерывно соединяющагося съ такимъ же слоемъ, составляющимъ заднюю стѣнку этого отдѣла.

Изъ этого краткаго обзора гистологическихъ измѣненій средней кишки видно, что не только однѣ клѣтки спинной стѣнки первичной пищеварительной полости принимаютъ участіе въ образованіи эпителія кишки и играютъ роль образовательнаго матеріала, но и периферическія клѣтки брюшной ея стѣнки (кишечно-жабернаго зачатка). Роль питательнаго желтка играютъ только центральныя клѣтки кишечно-железистаго зачатка, которыя разрушаются и, не-

принимая участія въ образованіи кишки, служатъ исключительно питательнымъ матеріаломъ. Этимъ вполнѣ оправдывается названіе „энтодерма", которымъ я обозначилъ инвагированную часть нижняго листа, составляющую кишечно-железистый зачатокъ, въ противоположность *Гетте*, который называетъ соотвѣтствующую часть стѣнки первичной пищеварительной полости Bombinator питательнымъ желткомъ. Онъ утверждаетъ что образованіе брюшной стѣнки кишки у амфибій происходитъ черезъ разрастаніе спинной, которую одну онъ считаетъ за энтодермъ.

Образованіе серозной и другихъ оболочекъ пищеварительнаго канала происходитъ у стерлядей, какъ и у другихъ позвоночныхъ на счетъ кишечно-волокнистаго слоя боковыхъ пластинокъ (спланхноплевры) и не представляетъ никакихъ особенностей сравнительно съ другими позвоночными животными. Въ стадіи С спланхноплевра облекаетъ со всѣхъ сторонъ энтодермическіе зачатки пищеварительнаго канала. Она ложится ровнымъ слоемъ на эпителіальной стѣнкѣ желудка (фиг. 169 М) и состоитъ изъ одного слоя клѣтокъ. Въ кишкѣ въ это время эпителіальный (энтодермическій) слой образуетъ уже складки (фиг. 169 D); спланхноплевра, одѣвающая кишку, какъ и желудокъ, утолщается вокругъ кишки и задается въ углубленія образуемыя складками эпителіальнаго слоя ея. Въ заднепроходной кишкѣ эпителіальный слой также образуетъ складки, но спланхноплевра, одѣвающая его, не утолщается соотвѣтственно этимъ складкамъ.

Разсмотрѣвъ образованіе стѣнокъ средней кишки, мы можемъ теперь перейти къ изслѣдованію развитія частей пищеварительнаго канала, берущихъ начало изъ первичной средней кишки. У вылупившейся стерляди средняя кишка непосредственно переходитъ въ заднюю: задняя (спинная)

стѣнка ея продолжается непрерывно въ соотвѣтственную стѣнку задней кишки, также какъ и передняя и боковыя стѣнки. Весьма скоро послѣ выпупленія начинаются измѣненія въ задней стѣнкѣ средней кишки, ведущія къ раздѣленію послѣдней на двѣ части: кишку и желудокъ.

Желудокъ имѣетъ у молодыхъ стерлядей (до 3-хъ мѣсячнаго возраста) иную форму, чѣмъ у взрослыхъ. Онъ представляетъ расширенный мѣшокъ, помѣщающійся сзади кишечнаго канала и сообщающійся съ послѣднимъ посредствомъ отверстія, лежащаго въ передней его части. Онъ занимаетъ у трехнедѣльныхъ и трехмѣсячныхъ стерлядей примѣрно тоже положеніе, какъ плавательный пузырь у взрослыхъ. Мѣшкообразная форма желудка происходитъ вслѣдствіе своеобразнаго развитія его.

Образованіе желудка и средней кишки начинается довольно рано появленіемъ въ задней части кишечнаго канала, на границѣ первичной средней и задней кишекъ, складки, которая вдается внутрь средней кишки, растетъ наискось впереди и отдѣляетъ заднюю часть эмбріональной средней кишки въ видѣ слѣпаго мѣшка отъ передней, которая непосредственно соединяется съ эмбріональной задней кишкою. Въ образовавшуюся въ задней стѣнкѣ складку входитъ отростокъ отъ боковыхъ пластинокъ и прикрѣпляется къ верхушкѣ складки, образуя брыжейку. Образованіе складки происходитъ одновременно съ началомъ образованія брыжейки и дальнѣйшее развитіе кишки и желудка находится въ полнѣйшей зависимости отъ развитія брыжейки. Фиг. 171 представляетъ продольный разрѣзъ стерляди изъ стадіи B, когда складка уже развилась довольно значительно и происходитъ довольно явственное отдѣленіе желудка отъ зачатка кишекъ (фиг. 171 Mg и Jnt). Разрѣзъ прошелъ не совсѣмъ по оси рыбки, вслѣдствіе чего соеди-

веніе первичной передней кишки съ среднею не видно; передняя кишка оканчивается слѣпо. Первичная средняя кишка представляетъ мѣшокъ, наполненный желточной массой. Задняя стѣнка ея, состоящая изъ цилиндрическихъ эпителіальныхъ клѣтокъ углубляется въ формѣ складки, растущей наискось впередъ и вверхъ и отдѣляющей часть первичной средней кишки въ формѣ слѣпаго мѣшка (фиг. 171 Mg). Этотъ слѣпой мѣшокъ составляетъ желудокъ, который мы можемъ назвать первичнымъ, въ отличіе отъ дефинитивнаго, отличающагося отъ перваго какъ формою такъ и отношеніемъ къ сосѣднимъ частямъ пищеварительной трубки. Передняя (брюшная) стѣнка желудка еще сливается съ питательнымъ желткомъ, наполняющимъ полость первичной средней кишки, поэтому клѣтки ея видны на разрѣзѣ не такъ явственно какъ клѣтки задней стѣнки. Прежняя полость первичной средней кишки исчезла, но въ передней части ея можно еще замѣтить остатки первичной пищеварительной полости въ мѣстѣ перехода задней стѣнки въ переднюю. На задней части средней кишки, какъ разъ противъ конца складки и брыжжейки, разгораживающихъ желудокъ и кишку, находится зачатокъ печени, представляющій въ этой стадіи развитія плотный слѣпой отростокъ средней кишки направленный впередъ, но не доходящій до задняго конца сердца (фиг. 171 Hp). Въ мѣстѣ прикрѣпленія печеночнаго зачатка къ средней кишкѣ можно ясно видѣть непосредственный переходъ стѣнокъ зачатка въ стѣнки кишки. Эта часть печеночнаго зачатка представляетъ каналъ, составляющій зачатокъ выводящаго канала печени (ductus choledochus); стѣнки его состоятъ изъ цилиндрическаго эпителія (фиг. 171 Dhp). Мѣсто выхода печени изъ первичной средней кишки обозначаетъ собою переднюю границу дефинитивной средней кишки. Въ описываемой ста-

діи развитія средняя кишка представляетъ еще довольно короткую и широкую трубку, задняя граница которой можетъ быть опредѣлена на основаніи разницы въ гистологическомъ строеніи средней кишки отъ задней. Передняя (брюшная) стѣнка средней кишки состоитъ изъ большихъ клѣтокъ, описанныхъ выше и заключающихъ много питательнаго желтка; клѣтки задней кишки меньше клѣтокъ средней кишки и не содержатъ питательнаго желтка. Это различіе въ гистологическомъ строеніи обоихъ упомянутыхъ отдѣловъ кишечнаго канала служитъ вмѣстѣ съ тѣмъ доказательствомъ, что дефинитивная средняя кишка (фиг. 171 Jnt) происходитъ изъ первичной средней кишки, а не изъ задней. На неотпрепарированныхъ, свѣжихъ или сохраненныхъ въ спирту стерлядяхъ изъ этой стадіи развитія можно уже снаружи легко различить ходъ средней кишки, такъ какъ послѣдняя лежитъ тотчасъ же подъ наружными покровами брюха и просвѣчиваетъ черезъ нихъ. Благодаря тонкости покрововъ въ первыя три недѣли пост-эмбріональнаго развитія можно также очень легко наблюдать снаружи и дальнѣйшія измѣненія пищеварительнаго канала. Въ стадіи B дефинитивная средняя кишка (Jnt) доходитъ своимъ переднимъ концомъ примѣрно до нижней четверти первичной средней кишки (желточнаго пузыря); печень является въ видѣ широкой почти четырехъугольной пластинки съ закругленными краями и лежитъ на средней части желточнаго пузыря. Дальнѣйшія измѣненія средней кишки состоятъ въ томъ что она выростаетъ впередъ, а вмѣстѣ съ нею подвигается впередъ также и печень, помѣщающаяся на переднемъ концѣ ея. Ростъ средней кишки можно очень удобно прослѣдить наблюдая различныя стадіи развитія зародыша снаружи. Трубкообразная средняя кишка становится все длиннѣе и длиннѣе; печень сначала достигаетъ задняго

конца сердца, являясь снаружи въ формѣ четырехъугольной пластинки, и затѣмъ, при дальнѣйшемъ ростѣ средней кишки, переходитъ съ брюшной стороны на спинную. Въ стадіи промежуточной между C и D (фиг. 91), на свѣжихъ зародышахъ видна снаружи только передняя часть печени, задняя часть заворачивается надъ кишкою и желудкомъ назадъ и ложится на спинной сторонѣ зародыша (фиг. 91 Hp).

Причины описанныхъ измѣненій кишки и процессъ развитія дефинитивной средней кишки и желудка могутъ быть прослѣжены на продольныхъ разрѣзахъ. Такъ какъ дальнѣйшее развитіе кишки составляетъ въ сущности продолженіе описанныхъ измѣненій ея во время стадіи B, то я не нахожу особенной необходимости прилагать рисунки продольныхъ разрѣзовъ. Процессъ развитія средней кишки можетъ быть достаточно понятенъ и безъ поясненія рисунками.

На продольныхъ разрѣзахъ изъ стадіи B—D можно убѣдиться, что ростъ средней кишки впередъ обусловливается выростаніемъ складки, отдѣляющей въ стадіи B желудокъ отъ средней кишки. Такъ какъ печень составляетъ отростокъ отъ передней части средней кишки, то понятно, что съ выростаніемъ послѣдней впередъ, печень будетъ также подвигаться впередъ и, когда кишка приближается къ сердцу, то печень подвигается на спинную сторону, вслѣдствіе того, что дальнѣйшее движеніе ея впередъ встрѣчаетъ препятствіе со стороны стѣнокъ перикардія. Складка средней кишки при дальнѣйшемъ своемъ ростѣ, направляется вверхъ и идетъ параллельно поверхности первичной средней кишки, отдѣляя при своемъ ростѣ все бóльшую и бóльшую часть брюшнаго отдѣла первичной полости средней кишки, въ видѣ широкой, сплющенной трубки. Вмѣстѣ съ складкою

растетъ между обѣими пластинками ея также и пластинчатый отростокъ мезодерма, составляющій зачатокъ брыжжейки.

По мѣрѣ вырастанія дефинитивной средней кишки на брюшной сторонѣ впередъ, задній отдѣлъ первичной средней кишки—желудокъ—отодвигается назадъ. Отверстіе, посредствомъ котораго происходитъ сообщеніе желудка съ среднею кишкою, при движеніи средней кишки также подвигается впередъ и въ стадіи D лежитъ уже на передней части желудка. Желудокъ представляетъ слѣпой мѣшокъ, прикрытый сверху печенью и сообщающійся въ передней своей части посредствомъ сравнительно довольно маленькаго отверстія съ полостью дефинитивной средней кишки. Къ концу третьей недѣли питательный желтокъ, находящійся въ полости желудка потребляется и желудокъ является пустымъ Въ стадіи C стѣнка желудка весьма сильно утолщаются и начинаютъ образоваться железы. Появленіе железъ ограничивается сначала только переднею частью желудка и затѣмъ распространяется постепенно на остальныя части его. Способъ развитія ихъ не представляетъ никакихъ выдающихся особенностей сравнительно съ этимъ процессомъ у другихъ позвоночныхъ; железы образуются черезъ углубленіе эпителіальнаго слоя желудка. Въ стадіи C эти углубленія малы, являются въ формѣ довольно плоскихъ ямокъ, растущихъ къ наружной поверхности желудка. Въ стадіи D железы вполнѣ развиты и являются въ формѣ длинныхъ и тонкихъ слѣпыхъ мѣшковъ (фиг. 179 Mgdr).

Въ продолженіи первыхъ трехъ недѣль развитія стерляди образованіе дефинитивной средней кишки оканчивается. Во время роста ея впередъ, слизистая оболочка ея образуетъ складки. Средняя кишка во все это время остается однако въ видѣ прямой трубки, проходящей по средней части брюха

Вырастаніе ея и образованіе изгибовъ происходитъ послѣ первыхъ трехъ недѣль развитія. У трехмѣсячныхъ стерлядей (фиг. 173 Jnt) кишка уже изогнута въ видѣ петли, состоящей изъ нисходящаго колѣна, направленнаго на лѣвую сторону и восходящаго, подымающагося на право. Восходящее колѣно доходитъ до начала средней кишки и здѣсь переходитъ въ заднюю кишку (фиг. 173 В). Оба колѣна средней кишки имѣютъ одинаковую ширину.

3. *Задняя кишка*, какъ было уже упомянуто нѣсколько разъ, начинаетъ развиваться очень рано, поэтому дальнѣйшія измѣненія ея въ продолженіе пост-эмбріональнаго развитія гораздо проще, чѣмъ измѣненія разсмотрѣнныхъ нами отдѣловъ пищеварительнаго канала. У вылупившейся личинки задняя кишка имѣетъ удлиненную воронкообразную форму, которую она и сохраняетъ въ продолженіе всего пост-эмбріональнаго развитія. Наиболѣе существеннымъ явленіемъ пост-эмбріональнаго развитія ея служитъ образованіе *спиральнаго клапана*. Зачатокъ его появляется довольно рано. Въ стадіи В уже эпителіальная стѣнка задней кишки образуетъ складки, которыя при самомъ началѣ своего образованія имѣютъ спиральное направленіе (фиг. 171 Rc). На продольномъ разрѣзѣ эти складки являются въ видѣ возвышеній и углубленій спинной и брюшной стѣнки задней кишки, чередующихся въ такомъ порядкѣ, что углубленія брюшной стѣнки приходятся противъ возвышеній спинной и наоборотъ. Черезъ брюшныя и спинныя складки продольнаго разрѣза можетъ быть легко проведена спираль, выражающая собою направленіе спиральнаго клапана. Въ стадіи С (фиг. 172 Spk) спиральный клапанъ выраженъ еще рѣзче, чѣмъ въ предыдущей стадіи развитія. Соотвѣтственно ходу спирали клапана на поверхности задней кишки проходятъ вены, которыя еще явственнѣе обрисовываютъ ходъ спирали.

Эти вены (venae interspirales; фиг. 173, Vins) были описаны въ главѣ о развитіи кровеносныхъ сосудовъ; онѣ остаются также и у взрослыхъ стерлядей. Внутренняя поверхность задней кишки въ стадіи C покрыта рѣсничками, которыя сидятъ на эпителіѣ, выстилающемъ полость задней кишки. Движеніе мерцательныхъ рѣсничекъ направлено къ заднепроходному отверстію. Въ стадіи D спиральный клапанъ достигаетъ окончательнаго развитія.

Задняя кишка трехмѣсячныхъ стерлядей не представляетъ, кромѣ выростанія, никакихъ существенныхъ измѣненій.

Окончивъ описаніе пищеварительнаго канала, мы переходимъ теперь къ развитію придаточныхъ органовъ, развивающихся изъ пищеварительнаго канала и находящихся впослѣдствіи съ нимъ въ связи. Эти органы суть: плавательный пузырь, печень и поджелудочная железа. Развитіе *щитовидной железы* (glandula thyreoidea) я не могъ прослѣдить, такъ какъ въ продолженіи первыхъ трехъ недѣль развитія она еще не существуетъ, у трехмѣсячной стерляди щитовидная железа уже вполнѣ развита и лежитъ возлѣ передней части oesophagus (фиг. 173 Thr). Она является въ формѣ овальнаго органа прилегающаго къ брюшной стѣнкѣ oesophagus. Также поздно развивается и другой железистый органъ, находящійся у пилорической части желудка,—органъ, который считаютъ гомологомъ *appendices pyloricae*. Я встрѣтилъ его въ первый разъ также только у трехмѣсячной стерляди, у которой онъ имѣетъ уже вполнѣ развитую, дефинитивную форму (фиг. 173 App).

2. ПЛАВАТЕЛЬНЫЙ ПУЗЫРЬ.

Плавательный пузырь появляется также очень поздно. У трехнедѣльныхъ стерлядей я не видѣлъ и слѣда его. У

трехмѣсячныхъ стерлядей онъ является еще въ зачаточномъ состояніи. Плавательный пузырь образуется какъ отростокъ отъ задней стѣнки желудка. У трехмѣсячной стерляди, у которой желудокъ еще является въ формѣ объемистаго мѣшка, плавательный пузырь (фиг. 173 Vp) является въ формѣ маленькаго слѣпаго отростка, сидящаго на задней стѣнкѣ желудка. Онъ отдѣляется еще отъ желудка только по краямъ неглубокимъ желобкомъ и полость его сообщается съ полостью желудка широкимъ отверстіемъ представляющимъ въ такомъ видѣ зачатокъ ductus pneumaticus. Имѣвши въ распоряженіи всего одинъ только экземпляръ трехмѣсячной стерляди, я не могъ изслѣдовать гистологическое строеніе зачатка плавательнаго пузыря. Невозможность изслѣдовать развитіе этого органа заставляетъ меня тѣмъ болѣе жалѣть о недостаткѣ въ матеріалѣ, что развитіе плавательнаго пузыря обѣщаетъ много очень интереснаго какъ въ морфологическомъ, такъ и въ физіологическомъ отношеніи. Развитіе плавательнаго пузыря идетъ одновременно съ постепеннымъ уменьшеніемъ желудка, изъ котораго онъ образуется, и превращеніемъ пузыреобразнаго желудка въ трубкообразную изогнутую форму. У стерлядей въ 12 Cm. длины развитіе плавательнаго пузыря окончено и желудокъ принялъ уже дефинитивную форму. Къ сожалѣнію я не могъ достать стерлядей промежуточной величины отъ 7 Cm. до 12 и опредѣлить прямымъ наблюденіемъ отношенія развивающагося плавательнаго пузыря къ желудку. Сравненіе стерлядей 12 Cm. длиною съ трехмѣсячными (7 Cm) заставляетъ предполагать, что ростъ плавательнаго пузыря идетъ на счетъ желудка, образующаго его. Весьма вѣроятно что развитіе стѣнокъ плавательнаго пузыря и вырастаніе его происходитъ вслѣдствіе превращенія части стѣнокъ желудка въ стѣнки пузыря. Съ гистологической точки зрѣнія разви-

тіе плавательнаго пузыря интересно уже въ томъ отношеніи, что въ дефинитивномъ состояніи плавательный пузырь осетровыхъ рыбъ представляетъ чрезвычайно оригинальное гистологическое строеніе. Извѣстно ([1]), что слизистая оболочка плавательнаго пузыря состоитъ изъ иглообразныхъ тѣлецъ, которыя легко отдѣляются другъ отъ друга при снимавіи оболочки, а на спиртовыхъ экземплярахъ, подъ вліяніемъ спирта, сами отпадаютъ отъ стѣнки пузыря и наполняютъ его полость, Если плавательный пузырь образуется какъ слѣпой отростокъ желудка,—что не подлежитъ никакому сомнѣнію, потому что и въ дефинитивномъ состояніи онъ представляетъ ничто иное какъ отростокъ желудка,—то надо полагать, что образованіе иглообразныхъ тѣлецъ слизистой оболочки его должно находиться въ извѣстныхъ отношеніяхъ къ слизистой оболочкѣ желудка и къ железамъ его. Уже въ стадіи D вся поверхность желудка устлана железами; слѣдовательно и во время отдѣленія плавательнаго пузыря отъ желудка, отдѣляющаяся часть его должна также имѣть эти железы. Такъ какъ въ плавательномъ пузырѣ мы вмѣсто железъ находимъ иглообразныя тѣла, то весьма вѣроятно, что послѣднія находятся въ какомъ нибудь генетическомъ отношеніи къ первымъ т. е. другими словами, что иглообразныя тѣла происходятъ какъ видоизмѣненія железъ желудка.

3. ПЕЧЕНЬ.

Первыхъ стадій развитія печени я не наблюдалъ. Отношенія зачатка печени къ пищеварительному каналу въ

([1]) *Leydig*. Anatomisch-hystiologische Untersuchungen über Fische u. Reptilien стр. 29.

болѣе позднихъ стадіяхъ развитія до такой степени ясны, что способъ образованія этого органа совершенно понятенъ и безъ изслѣдованія первыхъ стадій развитія. Печень представляетъ какъ было уже замѣчено выше, отростокъ передней части дефинитивной средней кишки. Въ стадіи В зачатокъ печени уже довольно значительно развитъ (фиг. 171 Hp). Печень представляетъ плотное лопастное тѣло состоящее изъ клѣтокъ, сначала совершенно похожихъ на клѣтки первичной средней кишки. Впослѣдствіи это сходство исчезаетъ. При самомъ началѣ образованія печени, зачатокъ ея захватываетъ желточныя вены, которыя даютъ отъ себя боковыя вѣтви, проходящія внутрь плотной массы зачатка. Въ стадіи В желточныя вены сливаются на брюшной сторонѣ печени въ большой сосудъ, проходящій по наружной поверхности печени и срастается съ нею. На продольныхъ разрѣзахъ, проходящихъ по срединѣ печени, можно легко прослѣдить сосудъ по всей длинѣ и видѣть отношеніе его къ паранхимѣ печени. На разрѣзахъ, проведенныхъ нѣсколько въ сторону отъ продольной оси печени (фиг. 171), захватывается верхняя часть венознаго сосуда, лежащая на переднемъ концѣ печени, какъ это видно на прилагаемой фиг. 171. Венозный сосудъ, о которомъ идетъ рѣчь, составляетъ воротную вену (v. portae).

Наружныя измѣненія печени и движеніе ея впередъ въ различныхъ стадіяхъ развитія были уже описаны выше; намъ остается теперь разсмотрѣть развитіе ткани печени.

Въ стадіи В ткань печени состоитъ еще изъ клѣтокъ похожихъ на клѣтки средней кишки. Въ нихъ содержится еще большое количество питательнаго желтка, который, наполняя всю протоплазму клѣтки, прикрываетъ ядро. Въ паренхимную клѣтчатую массу врастаютъ вѣтви воротной вены, которыя раздѣляютъ массу печени на группы клѣ-

токъ, окруженныхъ сосудами и находящіхся другъ съ другомъ въ соединеніи. Судя по дальнѣйшему развитію печени, надо полагать, что питательный матеріалъ накопленный въ клѣткахъ печени, весьма скоро потребляется. Въ стадіи C въ клѣткахъ печени не встрѣчается уже питательнаго желтка въ такомъ видѣ, въ какомъ онъ встрѣчается раньше т. е. въ формѣ раздробленныхъ желточныхъ зернышекъ. Клѣтки имѣютъ сферическую форму (фиг. 131 Hp) и при изслѣдованіи съ 7-й сист. Гартн. состоятъ изъ мелкозернистой протоплазмы съ ядромъ, отодвинутой къ периферіи клѣтки и жидкаго, прозрачнаго, неокрашивающагося гематоксилиномъ вещества, имѣющаго видъ большой вакуолы. Клѣтки соединяются другъ съ другомъ большими группами, раздѣленными по прежнему вѣтвями воротной вены. Я не могъ прослѣдить постепеннаго образованія вакуолъ въ клѣткахъ печени въ описываемой стадіи развитія и не пришелъ ни къ какимъ положительнымъ выводамъ какъ на счетъ ихъ происхожденія, такъ и на счетъ роли прозрачнаго вещества изъ котораго онѣ состоятъ, въ дѣятельности печени. Судя по тому, что 1) это вещество существуетъ только въ продолженіи стадіи C и C—D и 2) что оно находится въ клѣткахъ, которыя прежде наполнены были питательнымъ желткомъ, я считаю возможность предположить что прозрачныя вакуолы происходятъ черезъ раствореніе питательнаго желтка и въ такомъ, удобномъ для ассимилированіи видѣ, служатъ питательнымъ матеріаломъ для развивающейся печени. Въ стадіи D печеночныя клѣтки не имѣютъ уже вакуолъ. Онѣ принимаютъ многоугольную форму, соединяются тѣсно другъ съ другомъ и образуютъ группы между которыми располагаются кровеносные сосуды. Протоплазма клѣтокъ мелкозерниста; ядра представляютъ прозрачные шаровидные пузырьки съ тонкимъ контуромъ, снабжены малень-

кими ядрышками, лежащими въ центрѣ ихъ. Въ стадіи D въ печеночныхъ клѣткахъ скопляется довольно значительное количество пигмента, въ видѣ мелкихъ буровато-черныхъ зернышекъ, лежащихъ группами. Пигментъ является еще гораздо раньше въ печени, но въ меньшемъ количествѣ, чѣмъ въ стадіи D.

Съуженная, сообщающаяся съ кишкою, задняя часть зачатка печени составляетъ зачатокъ выводящаго притока печени—*ductus choledochus*. Онъ объособляется очень рано. Еще въ стадіи B онъ отличается по своему строенію отъ остальной части зачатка, такъ какъ представляетъ каналъ съ ясно объособленными стѣнками, состоящими изъ кубическихъ клѣтокъ съ ядрами. На продольныхъ разрѣзахъ (фиг. 171 Dhp) можно прослѣдить непрерывный переходъ стѣнокъ печеночнаго протока въ стѣнки пищеварительнаго канала. Питательный желтокъ, скопляющійся въ клѣткахъ печеночнаго протока также какъ и въ клѣткахъ печени, исчезаетъ раньше чѣмъ въ послѣдней. Въ стадіи C и C—D печеночный протокъ состоитъ изъ плоскихъ клѣтокъ, съ мелкозернистой протоплазмой и ядрами; вакуолъ въ этихъ клѣткахъ не существуетъ.

4. ПОДЖЕЛУДОЧНАЯ ЖЕЛЕЗА.

Поджелудочная железа образуется вѣроятно одновременно съ печенью, въ довольно ранней стадіи пост-эмбріональнаго развитія, такъ какъ въ стадіи B, когда печень является въ формѣ довольно длиннаго и широкаго отростка на брюшной поверхности пищеварительнаго канала, поджелудочная железа существуетъ также въ видѣ довольно длиннаго отростка на спинной части пищеварительнаго канала. Обѣ эти железы образуются другъ противъ друга, но на

противоположныхъ сторонахъ и способъ образованія обѣихъ железъ, какъ кажется, совершенно одинаковъ. Я не видѣлъ перваго зачатка печени и потому не могу утверждать, что она образуется какъ полый выростъ брюшной стѣнки пищеварительнаго канала. Въ пользу полаго, а не плотнаго зачатка говоритъ ясно развитая полость въ задней части зачатка печени въ стадіи В, т. е. въ той части, которая представляетъ зачатокъ ductus choledochus. По аналогіи съ другими позвоночными животными: эласмобранхіями (Бальфуръ) и амфибіями (Гетте), à priori слѣдуетъ предположить образованіе печени въ видѣ полаго зачатка. Въ печени полость по всей вѣроятности скоро исчезаетъ вслѣдствіе развитія паренхимы; въ поджелудочной железѣ она остается еще въ стадіи В и только впослѣдствіи выполняется клѣтками.

Поджелудочная железа образуется какъ отростокъ отъ задней стѣнки средней кишки на днѣ складки, отдѣляющей заднюю стѣнку желудка отъ стѣнки кишки. Какъ было сказано выше, образованіе этой складки идетъ одновременно съ образованіемъ отростка отъ боковыхъ пластинокъ, составляющаго зачатокъ брыжжейки. Зачатокъ поджелудочной железы врастаетъ въ зачатокъ брыжжейки и окутывается клѣтками послѣдней, которыя составляютъ наружный покровъ железы. Фиг. 178 представляетъ часть продольнаго разрѣза стерляди изъ стадіи В въ томъ мѣстѣ гдѣ образуется поджелудочная железа. Верхняя часть рисунка представляетъ заднюю стѣнку желудка (фиг. 178 Mg и Ngd) въ томъ мѣстѣ гдѣ она образуетъ складку и переходитъ въ заднюю стѣнку средней кишки (Rwr). Соотвѣтственно этой складкѣ идетъ отростокъ отъ боковыхъ пластинокъ (Mst)—зачатокъ брыжжейки окутывающій зачатокъ поджелудочной железы со всѣхъ сторонъ. Ткань этого за-

чатка состоитъ изъ большаго количества межклѣтнаго вещества и сплющенныхъ веретенообразныхъ клѣтокъ. Зачатокъ поджелудочной железы представляетъ изогнутую трубку, вслѣдствіе чего онъ перерѣзанъ въ двухъ мѣстахъ (фиг. 178 Pcr). Передняя часть его непосредственно соединяется съ пищеварительнымъ каналомъ; задняя часть лежитъ нѣсколько дальше кзади и представляетъ отрѣзокъ овальной формы, съ полостью внутри. Въ передней части полость также видна очень ясно и видно соединеніе ея съ полостью кишки. Строеніе зачатка поджелудочной железы въ обѣихъ перерѣзанныхъ частяхъ одинаково. Стѣнка его состоитъ изъ цилиндрическихъ клѣтокъ и составляетъ непосредственное продолженіе стѣнки кишки. Клѣтки ея въ этой стадіи развитія ничѣмъ не отличаются отъ эпителіальныхъ клѣтокъ кишки. Онѣ набиты питательнымъ желткомъ, являющимся въ формѣ раздробленныхъ желточныхъ зернышекъ и снабжены ядрами.

Описанная стадія развитія поджелудочной железы, хотя и не представляетъ очень ранней стадіи развитія этого органа, тѣмъ не менѣе позволяетъ съ большою достовѣрностью заключить что поджелудочная железа образуется какъ полый отростокъ отъ задней стѣнки пищеварительнаго канала. Доказательства такого происхожденія до такой степени очевидны, что я ненахожу нужнымъ перечислять ихъ еще разъ. Ростъ поджелудочной железы совершается въ направленіи противуположномъ росту печени. Печень образуется въ томъ же мѣстѣ какъ и поджелудочная железа и растетъ впередъ; поджелудочная железа растетъ назадъ. Когда печень достигаетъ передняго конца пищеварительнаго канала и ложится сверху желудка, поджелучная железа, выростая назадъ достигаетъ задней кишки. Въ стадіи D она сопро-

вождаетъ среднюю кишку на всемъ ея ходу и оканчивается на границѣ ея съ задней кишкой.

Въ это время (фиг. 179 Pcr) поджелудочная железа теряетъ свою полость и является въ видѣ плотнаго железистаго органа, открывающагося въ переднюю часть средней кишки. Она по прежнему нѣсколько изогнута, такъ что и на этомъ разрѣзѣ (фиг. 179) перерѣзана. Клѣтки ея въ промежутокъ между стадіями B и D значительно измѣняются; онѣ теряютъ питательный желтокъ и становятся мелкозернистыми.

ГЛАВА XV.

РАЗВИТІЕ ОРГАНОВЪ МОЧЕОТДѢЛЕНІЯ.

Органы мочеотдѣленія появляются, какъ мы видѣли (ч. I стр. 194—196) очень рано въ видѣ двухъ плотныхъ стволовъ, лежащихъ съ одной стороны на границѣ между пластинками нервичныхъ сегментовъ и боковыми, съ другой между мезодермомъ и экзодермомъ. Вскорѣ въ этихъ стволахъ образуются полости; стволы переходятъ въ каналы, которые я обозначилъ подъ именемъ Вольфовыхъ каналовъ. Они будутъ соотвѣтствовать тѣмъ первымъ зачаткамъ органовъ мочеотдѣленія позвоночныхъ, которые въ настоящее время обозначаются подъ именемъ предпочечныхъ каналовъ (Vornierengänge W. Müller (1), Fürbringer (2) и др.). На передней части тѣла Вольфовы каналы образуютъ пет-

(1) Jenaische Zeitschrift. Bd. IX.
(2) Morphol. Jahrbuch. Bd. IV.

лю, которая впослѣдствіи удлиняется и извивается въ нѣсколько петель, образующихъ вмѣстѣ железистый органъ, соотвѣтствующій вполнѣ такъ называемой головной почкѣ, или какъ ее называютъ теперь предпочкою (Vorniere W. Müller). Въ такой формѣ органы мочеотдѣленія существуютъ у вылупившейся личинки и представляютъ полнѣйшую аналогію съ первыми стадіями развитія почекъ другихъ анамній (амфибій и другихъ порядковъ рыбъ). Предпочка, какъ мы видѣли въ 1-й части, открывается въ перитонеальную полость отверстіемъ, а предпочечные каналы растутъ назадъ и соединяются сзади русконіева отверстія (впослѣдствіи сзади заднепроходной кишки) вмѣстѣ. До вылупленія зародыша изъ яйца я не могъ различить наружнаго отверстія этихъ каналовъ (мочеполоваго отверстія). Оно становится яснымъ только послѣ вылупленія.

Во время печатанія 1-й части этого сочиненія появилось новое изслѣдованіе *М. Фюрбрингера* (1) о развитіи и морфологіи органовъ мочеотдѣленія, гдѣ между прочимъ помѣщены также и эмбріологическія изслѣдованія, касающіяся развитія почекъ стерляди. *Фюрбрингеръ* изслѣдовалъ двухъ стерлядей въ 10 Mm и 13 Mm длины, т. е. такихъ, у которыхъ, какъ мы увидимъ дальше кромѣ указанныхъ сейчасъ зачатковъ почки (первичнопочечныхъ каналовъ), должны находиться уже и другіе. Меня очень удивляетъ, что у младшей изъ этихъ рыбокъ *Фюрбрингеръ* нашелъ только предпочку и предпочечные каналы. Онъ говоритъ (2): У маленькаго экземпляра въ 10 Mm.

---

(1) *M. Fürbringer.* Zur vergl. Anatomie u. Entwickelungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten (Morph. Jahrbuch Bd. IV).

(2) loc. cit. стр. 59. «Bei dem kleineren Exemplare von 10 Mm. bestand das Excretionssystem lediglich erstens aus einem vordersten Knäuel von Canalen, der, in gleicher Weise wie die Vorniere der Teleostier, mit einer Peritonealöffnung einem medial befindlichen Glomerulus gegenüber lag

длины экскреторная система состояла 1) изъ передняго клубка каналовъ, который, подобно тому какъ предпочка костистыхъ рыбъ, былъ обращенъ своимъ перитонеальнымъ отверстіемъ противъ glomerulus и образуя вмѣстѣ съ нимъ первичную Баумэновскую капсулу отдѣлялся послѣднею отъ перитонеальной полости), 2) изъ канала, отходящаго отъ клубка и открывающагося въ *клоаку* (?); оба эти образованія представляютъ *предпочку* и предпочечный каналъ. У бóльшаго зародыша, кромѣ этихъ двухъ частей, находились еще довольно развитые зачатки *первичнопочечныхъ канальцевъ*, начинающіеся на небольшомъ разстояніи отъ предпочки и расположенные въ метамерномъ порядкѣ; въ канальцахъ были уже развиты мальпигіевы тѣльца, а самые канальцы были связаны съ предпочнымъ или *первичнопочечнымъ каналомъ*. На основаніи этихъ наблюденій *Фюрбрингеръ* приходитъ къ заключенію что первичная почка образуется позднѣе предпочки но слѣдуетъ за нею сравнительно скорѣе, чѣмъ у костистыхъ рыбъ. Это заключеніе, въ сущности правильное, насколько оно касается послѣдовательности въ развитіи предпочки и первичнопочечныхъ канальцевъ, не можетъ быть однако выведено изъ наблюденія надъ стерлядями такого возраста, какія были изслѣдованы Фюрбрингеромъ; такой выводъ можетъ быть скорѣе сдѣланъ по аналогіи съ другими животными и конечно всегда можетъ имѣть надежду на большую долю правдоподобія. Разница между стерлядью въ 10 Mm и въ 13 Mm относительно развитія мочевыхъ органовъ вовсе не такъ

---

und gemeinsam mit diesem durch Ausbildung einer primitiven Bowman'schen Kapsel von der übrigen Bauchhöhle abgeschlossen war, und zweitens einem von diesem Knäuel ausgehenden und *in die Kloake mündenden Gange*:— beide Bildungen repräsentiren *Vorniere* und Vornierengang».

велика, какъ ее описываетъ Фюрбрингеръ. У стерлядей обѣихъ величинъ существуютъ уже какъ предпочка съ первичнопочечными каналами, такъ и первичнопочные канальцы, для которыхъ мы лучше примемъ названіе Бальфура „сегментные каналы", чтобы не смѣшивать ихъ съ первичнопочечнымъ (Вольфовымъ) каналомъ. Меня тѣмъ болѣе удивляетъ такая ошибка со стороны Фюрбрингера что въ обѣихъ указанныхъ стадіяхъ развитія трудно не замѣтить сегментныхъ каналовъ. Они на столько уже велики, что на разрѣзахъ, даже при небольшомъ увеличеніи и при извѣстной окраскѣ, видны совершенно явственно, какъ въ этомъ можно убѣдиться на фиг. 169 и 170, которыя представляютъ разрѣзы изъ рыбокъ, имѣющихъ приблизительно около 10 Mm. въ длину. Въ это время сегментные каналы уже извиваются на столько что на разрѣзахъ ихъ нельзя видѣть на всемъ протяженіа, а можно наблюдать только поперечные разрѣзы ихъ извилинъ. Я оставлю покуда въ сторонѣ различныя подробности, сообщаемыя *Фюрбрингеромъ* относительно развитія придаточныхъ органовъ (мальпигіевыхъ тѣлъ и glomerulus предпочки и укажу только здѣсь на другую непонятную для меня ошибку въ его описаніи. Онъ говоритъ, что предпочечные каналы открываются въ клоаку. У стерлядей, какъ и у всѣхъ ганоидъ клоаки не существуетъ и мочеполовое отверстіе является отдѣльнымъ отъ заднепроходнаго отверстія, что составляетъ одинъ изъ важныхъ признаковъ порядка ганоидъ, отличающихъ этихъ рыбъ отъ селахій. Отсюда конечно слѣдуетъ, что о впаденіи первичнопочечныхъ (предпочечныхъ) или Вольфовыхъ каналовъ въ клоаку не можетъ быть и рѣчи.

Развитіе почекъ совершается почти исключительно во время пост-эмбріональнаго періода и начинается *образованіемъ сегментныхъ органовъ.* Уже у довольно молодыхъ стер-

лядокъ можно наблюдать раннія стадіи развитія этихъ зачатковъ будущихъ почекъ, зачатковъ, являющихся у стерляди, какъ и у всѣхъ изслѣдованныхъ въ этомъ отношеніи позвоночныхъ, въ видѣ метамерныхъ образованій. Сегментные органы появляются въ стадіи промежуточной между А и В и, какъ кажется всѣ заразъ по всей длинѣ стерляди. На поперечныхъ разрѣзахъ зародышей въ упомянутой стадіи развитія (фиг. 174) сегментные органы не имѣютъ еще никакого отношенія къ Вольфовымъ или первичнопочечнымъ каналамъ. Они представляютъ полые мѣшки открывающіеся отверстіемъ въ перитонеальную полость. Это отверстіе впослѣдствіи превращается въ перитонеальное отверстіе (стигму) сегментнаго органа. Черезъ него сегментный органъ открывается въ полость тѣла, а стѣнки сегментнаго органа, на краю упомянутаго отверстія переходятъ въ обѣ пластинки, ограничивающія полость тѣла. Изъ этого отношенія сегментныхъ органовъ къ перитонеальной полости очевидно, что сегментные органы образуются какъ завороты обѣихъ боковыхъ пластинокъ (спланхноплевры и соматоплевры), окружающихъ плевроперитонеальную полость, по направленію къ периферіи. Въ описываемой стадіи развитія, самой ранней, какую я имѣлъ случай наблюдать, зачатки сегментныхъ органовъ имѣютъ внутри полость, сообщающуюся непрерывно съ полостью тѣла. Образуется ли эта полость въ началѣ образованія самыхъ органовъ, или появляется она впослѣдствіи, какъ у селахій, этого я рѣшить не могъ, такъ какъ мнѣ не пришлось наблюдать зародышей въ моментъ образованія сегментныхъ органовъ. Я долженъ замѣтить, что непридаю этому особенно важнаго значенія, такъ какъ уже въ раннихъ стадіяхъ развитія, какъ это видно на фиг. 174, сегментные органы являются полыми образованіями, а связь ихъ въ это время съ перитонеальными пластинками

достаточно ясно свидѣтельствуетъ о происхожденіи ихъ изъ этихъ пластинокъ.

Сообщеніе сегментныхъ органовъ съ сегментнымъ каналомъ (Вольфовымъ каналомъ) устанавливается довольно скоро послѣ описанной сейчасъ стадіи развитія. Въ стадіи В уже всѣ сегментные органы открываются въ Вольфовы каналы. Они представляютъ эпителіальныя трубки изогнутыя въ два колѣна (фиг. 168 Sgo). Около перитонеальнаго отверстія эпителій ихъ стѣнокъ сплющивается и постепенно переходитъ въ эпителій перитонеальной оболочки; возлѣ отверстія въ Вольфовъ каналъ эпителій состоитъ изъ довольно высокихъ кубическихъ клѣтокъ. Полость сегментныхъ органовъ расширяется въ верхнемъ колѣнѣ, а при входѣ въ Вольфовъ каналъ представляетъ едва замѣтную ширину.

Въ слѣдующихъ стадіяхъ развитія сегментные органы весьма сильно вырастаютъ. Они изгибаются въ различныхъ направленіяхъ, и на поперечныхъ разрѣзахъ (фиг. 169 и 170 N) нельзя уже получить разрѣза черезъ весь сегментный органъ. Относительно дальнѣйшихъ измѣненій сегментныхъ органовъ я еще не пришелъ къ положительнымъ результатамъ и поэтому оставляю описаніе ихъ до другаго удобнаго случая.

Каналъ, описанный въ раннихъ стадіяхъ развитія подъ именемъ Вольфова канала, составляетъ по всей вѣроятности зачатокъ вмѣстѣ съ тѣмъ и Мюллерова канала. На этомъ основаніи его можно было бы назвать, по примѣру *Вильг. Мюллера* предпочечнымъ каналомъ. Я назвалъ его въ первой части Вольфовымъ каналомъ и оставляю это названіе и теперь, чтобы не предрѣшать этимъ способа развитія Мюллерова канала, который остался мнѣ неизвѣстнымъ.

Петля Вольфова канала, открывающаяся въ полость тѣла, также какъ и сегментные органы, перитонеальнымъ

отверстіемъ, во время пост-эмбріональнаго развитія увеличивается и образуетъ новые изгибы. Она соотвѣтствуетъ предпочкѣ (В. Мюллера) или головной почкѣ, найденной въ настоящее время при развитіи мочевыхъ органовъ у различныхъ позвоночныхъ животныхъ. По Фюрбрингеру у стерлядей, также какъ и у амфибій, противъ перитонеальнаго отверстія предпочки находится отростокъ отъ корня брызжейки, составляющій glomerulus предпочки. На поперечныхъ разрѣзахъ изъ передней части стерляди въ стадіи В, я видѣлъ glomerulus предпочки въ видѣ довольно значительнаго отростка отъ radix mesenterii, одѣтый снаружи перитонеальной оболочкой. Въ перитонеальной оболочкѣ начинаютъ появляться пигментныя клѣтки, которыя можно встрѣтить также и на поверхности glomerulus предпочки въ большомъ количествѣ.

Къ сожалѣнію, я не могъ прослѣдить дальнѣйшее развитіе почекъ и образованіе нѣкоторыхъ частей дефинитивной почки осталось мною неизслѣдованнымъ. Я обратилъ преимущественно вниманіе на первыя стадіи развитія какъ на наиболѣе существенные съ морфологической точки зрѣнія. Изложенные здѣсь факты, относящіеся къ первымъ стадіямъ развитія показываютъ, что и у стерляди развитіе почекъ идетъ по тому типу, который установленъ для остальныхъ позвоночныхъ преимущественно благодаря изслѣдователямъ: *Бальфура*, *Семпера*, *Шпенгеля*, *Фюрбрингера* и др. наблюдателей послѣдняго времени. Изъ изложенныхъ фактовъ можно заключить что у стерлядей: 1) органы мочеотдѣленія являются сначала въ видѣ Вольфовыхъ каналовъ; что 2) послѣ образованія Вольфовыхъ каналовъ, начинается образованіе сегментныхъ органовъ; что 3) сегментные органы образуются какъ слѣпые трубчатые выросты боковыхъ пластинокъ, загибающіеся кнаружи и впослѣдствіи открывающіеся

въ Вольфовы каналы; что въ каждой метамерѣ туловища находится по одной парѣ сегментныхъ органовъ; нѣсколько заднихъ метамеръ, какъ кажется, не имѣютъ сегментныхъ органовъ; и что 5) сегментные органы стерляди, какъ и другихъ позвоночныхъ животныхъ, открываются въ полость тѣла перітонеальными отверстіями.

Органы размноженія образуются у стерлядей чрезвычайно поздно. Въ первыя три недѣли пост-эмбріональнаго развитія ихъ нѣтъ и слѣда. У трехмѣсячныхъ стерлядей впервые я замѣтилъ только первые зачатки этихъ органовъ. *Они* являются въ видѣ двухъ дугообразныхъ генитальныхъ складокъ, лежащихъ по обѣимъ сторонамъ почекъ и сближенныхъ на переднемъ и на заднемъ концѣ. Зачатки органовъ размноженія образуются какъ утолщенія перитонеальнаго эпителія; соотвѣтственно ихъ ходу, соединительная ткань также утолщается подъ ними и приподнимаетъ ихъ въ видѣ складокъ. Зачатковый эпителій представляетъ въ этой стадіи развитія совершенно индифферентныя клѣтки, въ которыхъ не существуетъ еще зачатковъ ни мужескихъ, ни женскихъ половыхъ продуктовъ.

Примѣчаніе. Къ VI главѣ. Зубы молодыхъ стерлядей были впервые открыты *Э. Д. Пельцамомъ* (¹), о чемъ по недосмотру не было сказано въ своемъ мѣстѣ.

(¹) Протоколы засѣданій Общ. Естествоиспытателей при Казанскомъ Университетѣ за 1870—71 г.

ОБЪЯСНЕНІЕ РИСУНКОВЪ.

Фиг. 86. Вылупившійся изъ яйца зародышъ стерляди (стадія А). *Olf*—обонятельная ямка; *Jn*—надчелюстные бугры; *Md*—верхнечелюстной отростокъ 1-й жаберной дуги; *Mx*—нижнечелюстной отростокъ 1-й жаберной дуги; *Gb*—органъ слуха; 1, 2, 3—2-я, 3-я и 4-я жаберныя дуги; *Hz*—сердце; *Dc*—ductus Cuvieri; *V. g*—желточныя вены; *Vab*—брюшная вена; *an*—anus; *V. card*—Vena cardinalis; *V. caud*—Vena caudalis; *Vbg*—соединеніе кардинальныхъ венъ съ аортою; *An*—anus; *Vint*—Venae intervertebrales; *Ao*—аорта; *Aiot*—arteriae intervertebrales; *Gfl*—общій эмбріональный плавникъ; *Db*—желточный пузырь; *R*—rectum. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 87. Передняя часть головы стерляди черезъ нѣсколько дней послѣ вылупленія (стадія А—В) 1′, 2′, 3′, 4′—1-я, 2-я, 3-я, 4-я жаберныя щели; *Oc*—глазъ. Остальныя буквы какъ на фиг. 86. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 88. Нѣсколько болѣе поздняя стадія развитія, чѣмъ на предыдущей фигурѣ (стадія В). *Cb*—corpora bigemina; *O*—ротъ; *Mob*—medulla oblongata; *Op*—operculum. Спиртовый экземпляръ.

Фиг. 89. Передняя часть головы стерляди во время образованія усиковъ и жаберъ (стадія В—С). *Br*—жабры; *Cir*—усики. Остальныя буквы какъ на предыдущихъ фигурахъ. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 90. Немного болѣе поздняя стадія развитія стерляди, чѣмъ на предыдущей фигурѣ (стадія С). Буквы значатъ тоже, что и на предыдущей фигурѣ. Съ спиртоваго экземпляра.

Фиг. 91. Трехнедѣльная стерлядь во время образованія отдѣльныхъ плавниковъ (стадія D). *Hymd*—Hyomandibulare; *Hy*—Hyoideum; 1, 2, 3 — 1-я, 2-я и 3-я хрящевыя жаберныя дуги; *Opf*—оперкулярная брюшная складка; *Ch*—Chorda dorsalis; *Vh*—предсердіе; *V*—желудочекъ сердца; *Bb*—Bulbus arteriosus; *Hp*—печень; *Mg*—желудокъ; *Int*—кишка; *Oet*—жирныя капли—остатки непереваренннаго желтка; *Lsp*—спиральныя утолщенія слизистой оболочки кишки; *Rf*—спинной плавникъ; *Anf*—анальный плавникъ. Остальныя буквы какъ на предыдущихъ фигурахъ. Съ живаго экземпляра.

Фиг. 92, 93 и 94. Заднія части тѣла стерляди въ различныхъ возрастахъ. Фиг. 92—вскорѣ послѣ вылупленія; Фиг. 93—во время дифференцированія общаго эмбріональнаго плавника на отдѣльные плавники (трехнедѣльная стерлядь); Фиг. 94—во время окончательнаго образованія хвостоваго и анальнаго плавниковъ. *Gf*—общій плавникъ; *Ch*—Chorda dorsalis; *an*—anus; *Cf*—хвостовый плавникъ; *Df*—спинной плавникъ; *Af*—анальный плавникъ.

Фиг. 95. Голова трехнедѣльной стерляди съ брюшной стороны, для показанія распредѣленія зубовъ на челюстяхъ. *D*—зубы; *Tk*—усики; *Au*—глаза; *O*—ротъ; *Op*—operculum; *Br*—жабры. Спиртовый экземпляръ.

Фиг. 96. Поперечный разрѣзъ черезъ боковой щитокъ трехмѣсячной стерляди. *Schz*—слизистыя клѣтки; *Msch*—нижній слой эпидермиса, состоящій изъ цилиндрическихъ клѣтокъ; *Sch*—окостенѣвшая часть щитка; *Os*—часть соединительной ткани, находящаяся въ періодѣ окостенѣнія; *Pcr*—сосочекъ кожи, служащій основаніемъ для щитка; *Cr*—волокнистый слой кожи. *Cm*—боковой каналъ; *N*—нервъ, подходящій къ боковому каналу. Сист. 4 Гартн.

Фиг. 97. Поперечный разрѣзъ черезъ кожный шипикъ трехмѣсячной стерляди. *Cr*—волокнистый слой кожи; *Pcr*—кожный сосочекъ; *Schk*—эпителіальный чехликъ (соотвѣтствующій эмальному орга-

ну селахій); *Schz*—слизистыя клѣтки; *Msch*—нижній слой эпидермиса; *Pz*—пигментныя клѣтки. Сист. 4 Гартн.

Фиг. 98, 99 и 100. Различныя стадіи развитія зубовъ. Сист. 7 Гартн.

Фиг. 98. Продольный разрѣзъ черезъ нижнюю челюсть въ періодѣ ея хондрификаціи. *Ex*—верхній. *Ex'*—нижній слой эпидермиса. *Bro*—зачатокъ кубкообразнаго органа. *Zh*—зубной чехликъ (эмальный органъ); *Dx*—зубной сосочекъ (зачатокъ дентина); *Mx*—меккелевъ хрящъ.

Фиг. 99. Продольный разрѣзъ черезъ зубъ въ болѣе поздней стадіи развитія, чѣмъ на предыдущей фигурѣ. *D*—дентинъ. Остальныя буквы какъ на предыдущей фигурѣ.

Фиг. 100. Поперечный разрѣзъ черезъ нижнюю челюсть съ зубами на двухъ различныхъ стадіяхъ.—Буквы какъ на предыдущей фигурѣ. Фиг. 100 *A*—зубъ трехнедѣльной стерляди послѣ обработки крѣпкой соляной кислоты. *Sch* — границы эмали(?); *D*—дентинъ; *Dk*—зачатокъ дентина.

Фиг. 101. Часть брюшнаго плавника трехмѣсячной стерляди. *Bsch*—брюшной щитокъ; *Fsch*—щитки плавника. Фиг. 101 A.—Поперечный разрѣзъ черезъ брюшной плавникъ по направленію линіи AB фиг. 101. *Sp*—хрящевой скелетъ плавника.

Фиг. 102. Поперечный разрѣзъ черезъ спинной мозгъ и окружающія его части стерляди изъ первой недѣли пост-эмбріональнаго развитія; *Ck*—центральный каналъ; *S. g*—сѣрое вещество; *S. a*—бѣлое вещество (neurospongium); *Scsch*—скелетородный слой; *G. sp*—зачатокъ спинномозговаго гангліи; *Ch*—хорда. Сист. 7 Гартн.

Фиг. 103, 104 и 105. Поперечные разрѣзы черезъ спинной мозгъ двухнедѣльной (ф. 103), трехнедѣльной (ф. 104) и трехмѣсячной стерляди (ф. 105). *Ck*, *Sg*, *Sa*, *Gsp*, *Ch*—какъ на предыдущей фигурѣ., *Pa*—передній, *Pp*—задній столбъ сѣраго вещества; *Bgz*—соединительно-тканныя клѣтки въ neuroglia; *Ra*—передній корешокъ спинномозговаго нерва; *Tr*—перекладины въ neurospongium; ✱ соединительнотканная клѣтка pia mater; *Ob*—зачатокъ верхнихъ дугъ позвонковъ; *Cra*—передній рогъ сѣраго вещества; *Pz*—гангліозныя клѣтки на периферіи бѣ-

лаго вещества мозга; *Ekc*—эпителій центральнаго канала. *Ggz*—ганглiозныя клѣтки сѣраго вещества; *Fa*—передняя щель спиннаго мозга; *Np*—отростокъ сѣраго вещества продолжающійся въ спинной корешокъ нерва.

Фиг. 106, 107, 108, 109. Продольные разрѣзы головнаго мозга изъ различныхъ стадій пост-эмбріональнаго развитія стерляди. Фиг. 106—на первой недѣли развитія; фиг. 107 и 108—на второй; фиг. 109—на третьей недѣли развитія. *C*—полушарія мозга; *Sg*—сѣрое, *Sa*—бѣлое вещество мозга; *Vtl*—ventriculus lateralis. *Vt III*—ventriculus tertius; *Tho*—Thalamis optici; *VM*—Ventriculus mesencephali; *Pp* и *Pped*—pars peduncularis; *Lobif*—lobi inferiores; *Glpin*—Glandula pinealis; *Lob. O*—Pars comissurialis metencephali; *Ag S*—Aqueductus Sylvii; *Crbl* и *Cb*—нижняя стѣнка средняго мозга (corpora bigemina); *Cerb*—cerebellum; *Vt IV*—ventriculus quartus; *Mob*—верхняя, *Mob'*—нижняя стѣнка продолговатаго мозга; *Csp*—canalis centralis спиннаго мозга; *Mtb*—средняя перекладина черепа; *Ch*—chorda dorsalis; *Inf*—Infundibulum; *Hyp*—Hypophysis cerebri; *No*—мѣсто выхода Nervi optici. *For. Mr*—foramen Monroi. Линіи обозначенныя на фиг. 108 цифрами 113, 114, 115, 116, 117, 118, 119 обозначаютъ направленія поперечныхъ разрѣзовъ, нарисованныхъ на фигурахъ 112—119.

Фиг. 110. Головной мозгъ трехнедѣльной рыбки in situ *C*—полушарія; *L. O*—Lobi optici; *Cereb*—мозжечекъ; *Mob*—Medula oblongata; *Cbig*—Corpora bigemina; *Oc*—глазъ; *Vt IV*—ventriculus quartus. Сист. 4.

Фиг. 111. Горизонтальный продольный разрѣзъ черезъ трехнедѣльную стерлядь (передняя часть). *Msp*—спинной мозгъ; *Ok*—слуховыя капсулы; *Cver*—вертебральные (парахордальные) хрящи черепа; *Mp*—мускульныя пластинки; *Ob*—верхнія дуги позвонковъ; *Sg*—спинные корешки спинныхъ нервовъ.

Фиг. 112, 113, 113 A 114, 115, 116, 117, 118, 119. Поперечныя разрѣзы черезъ голову стерляди въ концѣ второй недѣли развитія въ направленіяхъ показанныхъ линіями и обозначенныхъ

соотвѣтственными цифрами на фиг. 108: *Glpin*—Glandula pinealis; *C*—полушарія мозга; *Kse*—скелеторородный слой головы; *Ex*—эктодерма; *Olf*—обонятельныя ямки; *Vt III*—ventriculus tertius; *Inf*—infundibulum; *Tk*—усики; *Oc*—глаза; *Poku*—превертебральныя хрящи (trabeculae); *Ag S*—Aqueductus Sylvii; *Cbig*—corpora bigemina; *G*—головной мозгъ; N_5—Nervus trigeminus; *Mad*—Musculus adductor mandibulae; *Hyp*—Hypophysis; *Vt IV*—ventriculus quartus; *Gh*—органъ слуха; *Ok*—слуховая капсула; *Ch*—хорда; *D*—зубное утолщеніе эктодерма; *Palq*—Palato-quadratum; *M*—Musculus protractor hyomandibularis; *Tvt*—tela ventriculi tertii; *Pp*—pars peduncularis; *Sc. Mr*—Sulcus Monroi; *Vkn*—парахордальные хрящи; *Rec. lab.*—Recessus labyrinthi; *Csc*—полукружный каналъ; N_7—Nervus facialis; N_8—N acusticus; *Mob*—продолговатый мозгъ. Свет. 4.

Фиг. 120. Поперечный разрѣзъ черезъ обонятельную ямку стерляди въ началѣ второй недѣли развитія. *Ex*—покровный, *Ex'*—основной слой эктодерма; *Eolf*—эпителій обонятельной ямки; *Olfk*—зачатокъ этмоидальнаго хряща; *Ksc*—скелеторедный слой головы; *G*—сосудъ; свет. 8.

Фиг. 121. Горизонтальный разрѣзъ черезъ голову стерляди вскорѣ послѣ вылупленія (стад. A—B). *L term*—lamina terminalis; *Vtl*—ventriculus lateralis; *C*—передній мозгъ; *Ags*—Aquaeductus Sylvii; *Ppd*—pars peduncularis; *Pcm*—pars comissurialis; *Mob*—medulla oblongata; *Oh*—слуховой пузырекъ; 1, 2, 3—жаберныя дуги.

Фиг. 121. *A*—Горизонтальный разрѣзъ черезъ мозгъ двухнедѣльной стерляди *L term*—lamina terminalis; *V. Cate*—Ventriculus lateralis; *E. III*—ventriculus tertius; *Cp*—comissura posterior; *Thle*—tela ventriculi tertii; *Ags*—aquaeductus Sylvii; *V. IV*—ventriculus quartus; *Pped*—pars peduncularis; *Pcom*—pars comissurialis; *Mob*—medula oblongata.

Фиг. 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 129, 130 и 131.—Горизонтальные разрѣзы черезъ стерлядь въ стадіи C. *Myos*—бо-

ковыя мышцы; *Frh*—рамбоидальная ямка; *Sca* и *Sc*—canalis semicircularis anterior et posterior; *V* и *I* — N. trigeminus *Pc*—pars comissurialis; *Olf*—обонятельныя ямки; *C*—передній мозгъ; *Mesc*—средній мозгъ; *Ak*—орбитальные хрящи; *L*—линза; *Ag. S*—aqnaeductus Sylvii; *V IV*—ventriculus quartus; *Ok*—слуховыя капсулы; *T V III*—tela ventriculi tertii; *Aa*—утолщенныя верхнія дуги переднихъ позвонковъ: *Ppd*—pars peduncularis; *VII* (ф. 124)—N. facialis; *Mphm*—Musc. protractor hyomandibularis; *Hymd*—hyomandibulare; *Mop*—Musc. opercularis; *Op*—Operculum; *For*—глазная щель; *Vg*—N. vagus; *Pvtcr* и *Pchdk*—паракордальныя пластинки: *Ch*—chorda dorsalis; *Inf*—infundibulum (на фиг 124 infundibulum по ошибкѣ обозначена черточкою безъ буквы; буква I, которая относится къ этой черточкѣ по ошибкѣ поставлена ниже, вслѣдствіе чего черепные нервы обозначены другими цифрами, чѣмъ на остальныхъ фигурахъ); *Au*—глазъ; *Mob*—medulla oblongata; 1, 2, 3—жаберныя дуги; *Tr. cr*—trabecul e cranii; *Amm*—musc. adductor mandibulae; *Pq*—Palato-quadralum; *Os*—полость рта; *Kur*—предпочка; *T*—щупальцы; *Hp*—печень; *Dt*—зубныя утолщенія; *Cop*—copulae; *Hz*—сердце; *Fla*—передніл оконечности; *Flk*—хрящъ переднихъ оконечностей.

Фиг. 132. Продольный разрѣзъ черезъ голову стерляди вскорѣ послѣ вылупленія. *Pped* — pars peduncularis; *Olf* — обонятельныя ямки; *Au*—глазъ; *V*—N. trigeminus; *VII*—N. acustico-facialis.

Фиг. 133 и 134. Продольные разрѣзы черезъ голову стерляди изъ стадіи С. *Olf*—обонятельные ямки; *C*—передній мозгъ; *Pped*—pars peduncularis; *Cb*—corpora bigemina; *P. com*—pars comissurialis; *V*—N. trigeminus; *V IV*—vertriculus quartus; *Rl*—recessus laburinthi; *VII*—N. facialis; *Ok*—слуховыя капсулы; *Vg*—N. vagus; *Kn*—предпочки; *Kh*—жаберная полость; 1. 2, 3, 4 жаберныя дуги; *Op*—operculum; *Hym*—hyomandibulare; *Mx*—меккелевъ хрящъ; *Pq*—palato-quadratum; *F*—щупальце; *Cm*—Musc. adductor mandibulae; *Au*—глазъ; *Csa*—canalis semicirc. anterior; *Csp*—canalis semicirc. posterior.

Фиг. 135 и 136. Продольные разрѣзы через голову стерляди въ стадіи D: *Orbk*—орбитальный хрящъ; *Olfk*—ольфакторный хрящъ; *T*—щупальце; *A*—глазъ; *L*—хрусталикъ; *Oh*—ухо; *Vg*—N. vagus; 1, 2, 3—жаберныя дуги; *V*—N. trigeminus; *Pg*—palato-quadratum; *D*, зубъ; *Tk*—щупальцевый хрящъ; *Rsm*—ramus maxillaris n. trigemini; *Wg*—Вольфовъ каналъ; *Bart*—Bulbus arteriosus; *Kt*—желудочекъ сердца; *Atr*—предсердіе.

Фиг. 137, 138 и 139. Поперечные разрѣзы через голову стерляди въ стадіи D. *Orbk* и *Orbk'*—орбитальные хрящи; *Olf*—обонятельная ямка; *Tr cr*—trabeculae cranii; *Vltr*—ventriculus lateralis comunis; *Au*—глазъ; *Mob*—medulla oblongata, *Ok*—слуховая капсула; *H, md*—hyomandibulare; *Ch*—хорда; *O*—полость рта; *Pc*—парахордаліи; *As*—aquaeductus Sylvii; *Pp*—pars peduncularis; *R*—ретина; *L*—хрусталикъ; *T*—щупальце; *Tk*—щупальцевый хрящъ; *Inf*—infundibulum.

Фиг. 140. Поперечный разрѣзъ через голову стерляди вскорѣ послѣ выдупленія. *Vt. III*—ventriculus tertius; *Stpr*—stratum pigmentosum retinae; *Rt*—ретина; *Au*—хрусталикъ; *Nop*—n. opticus; *Kppl*—головныя пластинки.

Фиг. 141, 142, 143 и 144. Поперечные разрѣзы через глазъ въ различныхъ стадіяхъ развитія. *Stpr* и *Std*—stratum pigmentosum retinae; *L*—хрусталикъ; *Lh*—полость хрусталика; *M*—часть головныхъ пластинокъ, лежащая впереди хрусталика; *R*—ретина; *Vf*—безструктурная оболочка, одѣвающая поверхности ретины и хрусталика; *Auhl*—полость вторичнаго глазнаго пузыря; *Nop*—n. opticus; *C*—зачатокъ corneae; *Le*—эпителій хрусталика; *Lf*—зачатокъ волоконъ хрусталика; *Bk*—кровяныя тѣльца въ сосудѣ (Acr), входящемъ въ глазъ черезъ глазную щель (Asp); *Ch*—пигментныя клѣтки chorioideae; *Glk* и *Cv*—стекловидное тѣло; *Scl*—зачатокъ scleroticae; *Chor*—chorioidea; *Nsp*—neurospongium; *Ll* и *Lel*—зачатокъ вѣкъ; *Svz*—клѣтки стекловиднаго тѣла (?) входящія черезъ глазную щель; *Aum*—мышцы глаза; *Cne*—эпителій corneae; *Js*—зачатокъ радужины; *Pcilr*—pars ciliaris retinae; 1, 2, 3, 4, 5—слои ретины.

Фиг. 145. Разрѣзъ черезъ ретину съ пигментнымъ слоемъ во время образованія палочковаго слоя. *Stpr*—stratum pigmentosum retinae; 1, 2, 3, 4, 5—слои ретины; 6—палочковый слой.

Фиг. 146. Разрѣзъ черезъ ретину изъ стадіи D *Chor*—choriodea; *Pcilr*—pars ciliaris retinae; *Cn*—палочки; *Strpr*—stratum pigmentosum retinae; 1, 2, 3, 4, 5—слои ретины.

Фиг. 147, 148, 149, 150. Поперечные разрѣзы черезъ голову стерляди въ различныхъ стадіяхъ развитія органа слуха. *Vt IV*—ventriculus quartus; *Mob*—medulla oblongata; *Rl*—recessus labirinthi; *Lt*—слуховой пузырь; *Kppl*—головныя пластинки; *G*—слуховой нервъ; *Scr*—sacculus rotundus; *Ch*—хорда; *Csme*—полукружный каналъ; *Lg*—улитковый каналъ; *Kpr*—утолщеніе головныхъ пластинокъ; *Ut*—utriculus; *Scl*—sacculus; *Ctrg*—парахордаліи; *Ok*—слуховая капсула.

Фиг. 151. Продольный разрѣзъ черезъ лабиринтъ изъ стадіи C—D. *Rl*—recessus labyrinthi; *Cmca*—canalis semicirc. anterior; *Csmp*—canalis semicircul. posterior; *Cs msh*—can. semic. horizontalis. *Ok*—слуховая капсула; *F*—шовъ, происходящій при образованіи горизонтальнаго полукружнаго канала; *Kpv*—утолщеніе головныхъ пластинокъ; *Crac*—crista acustica.

Фиг. 152. Часть нижней стѣнки вертикальнаго полукружнаго канала съ crista acustica изъ той же стадіи развитія, какъ на фиг. 151 (сист. 8 Гартн.). *Crac*—crista acustica; *G*—гангліи слуховаго нерва; *Nac*—слуховой нервъ и *Eanac* расширеніе его подъ crista; 1, 2—слоя эпителіальной стѣнки cristae; *Ok*—слуховая капсула.

Фиг. 153, 154 и 155. Раздѣленныя вдоль пополамъ головы стерляди изъ стадій B—C (153). C—D (154) и D (155) для объясненія развитія мышцъ и висцеральныхъ дугъ. *Ok*—слуховая капсула, *Lhym* и *Lthm*—musc. levator hyomandibulare; *Oh*—лабиринтъ; *Mcb*—medulla oblongata; *Pth*—protractor hyomandibulare; *Cbig* и *Corb*—corpora bigemina; *Ppd*—pars peduncularis; *Cp*—comissura posterior; *C*—передній мозгъ; *Olf*—обонятельная ямка; *Au*—глазъ; *Plq*—palato-quadratum; *F*—

щупальце; *Dt*—зубы; *Mк*—меккелевъ хрящъ; *Hy*—ideum; *Adm*—m. adductor mandibulae; *Hymd*—hyomandibulare; 1, 2, 3, 4—жаберныя дуги; *Cmscp*—canalis semicircularis posterior; *Gl. pin*—glandula pinealis; *Cmsch* и *Cmsca*—canal. semicirc. horizontalis и anterior; *Myoe*—боковыя мышцы туловища; *Mxos*—верхняя челюсть. *Mxos'*—нижняя челюсть; *Opos*—окостенѣнія на operculum; *Fa*—хрящъ переднихъ оконечностей.

Фиг. 156. Поперечный разрѣзъ черезъ спинной мозгъ взрослой стерляди. *Crp*—задніе рога; *Sta*—бѣлое вещество мозга; *Cra*—передніе рога мозга; *Cc*—canalis centralis.

Фиг. 157. Часть того же разрѣза какъ на фиг. 156 при сист. 7 Гартн. *Cc*—canalis centralis; *Fcz*—волокна отходящія отъ эпителія центральнаго канала; *Gz*—гангліозныя клѣтки переднихъ роговъ; *Nf*—нервныя волокна.

Фиг. 158. Поперечный разрѣзъ черезъ позвоночникъ трехмѣсячной стерляди. *Llsp*—ligamentum longitudinale superius; *Cc*—canalis centralis; *Rm*—спинной мозгъ; *Obb*—верхнія дуги позвоночника; *Ch*—chorda dorsalis; *Chs*—влагалище хорды; *Ub*—нижнія дуги позвоночника; *N*—почка; *Rp*—ребро; *Ao*—аорта; *Llinf*—ligamentum longitudinale inferius.

Фиг. 158 А. Влагалище хорды съ частію студенистаго вещества съ *Ch*—студенистое вещество хорды; *Esh*—эпителій хорды; *Glh*—elastica externa; *Chs*—волокнистая оболочка хордоваго влагалища; *Wg*—Вольфовъ каналъ.

Фиг. 159 и 160. Двѣ стадіи развитія сердца (стад. В и С). Сист. 7 Гартн. *BA*—conus arteriosus; *Vt*—ventriculus; *At*—atrium; *Env*—эндотеліальное утолщеніе; *Endt*—эндотелій; *Mh*—мезокардій; *Kl*—зачатокъ aTpio—вертикальнаго клапана.

Фиг. 161. Продольный разрѣзъ сердца изъ стадіи D сист. 7 Гартн. *Kl*—клапаны conus arteriosus; *Kl'*—aTpio—вентрикулярный клапанъ; *Mkt*—мускульныя трабекулы; *Vth*—полость желудочка. Остальныя буквы какъ на фиг. 160.

Фиг. 173 A. Пищеварительный каналъ трехмѣсячной стерляди со спинной и фиг. 172 B — съ брюшной стороны. *Oe*—oesophagus; *Hp*—печень; *Vpn*—плавательный пузырь; *Mg* и *M*—желудокъ; *Int*—средняя кишка; *Thr*—glandula thyreoidea; *App*—железистый придатокъ, соотвѣтствующій appendices pyloricae.

Фиг. 174. Поперечный разрѣзъ черезъ заднюю часть туловища стерляди изъ стадіи A—B (въ періодъ образованія сегментныхъ органовъ). *Sbs*—подхордальный стволъ; *Ao*—аорта; *Sgs*—скелетородный слой; *Wk*—зачатки сегментныхъ органовъ; *Lh*—полость тѣла; *Ao*—аорта; *V. cd*—vena caudalis, *W g*—первичнопочечный каналъ; *D*—кишка.

Фиг. 175. Черепъ и висцеральныя дуги трехнедѣльной стерляди. *Orb* и *Orb'*—орбитальные хрящи; *Trcr*—trabeculae cranii (сросшіеся на днѣ черепа; *Parch*—парахордаліи; 1, 2, 3, 4—боковые мускулы; *Ok*—слуховыя капсулы; *Hmd*—hyomandibulare; *Sp*—simplecticum; *Ih*—interhyale; *Ch*—ceratohyale; *Hh*—hypohyale; *Dpt*—зубныя пластинки небнаго хряща; *Dpg*—зубныя пластинки птеригоиднаго хряща; *Pt*—palatinum; *Pg*—pterygoideum; *Mcord*—adductor mandibulae; *Q*—quadratum; *Cp*—copulae; *hb*—hypobranchiale; 1, 2, 3, 4, 5—жаберныя дуги; *phb*—pharyngobranchiale; *Ch*—chorda dorsalis.

Фиг. 176. Плечевой поясъ и скелетъ переднихъ оконечностей трехнедѣльной стерляди. *Sg*—плечевой поясъ; *Mtp*—metapterygium; *R*—хрящевые лучи плавника.

Фиг. 177. Поперечный разрѣзъ черезъ переднюю часть туловища трехнедѣльной стерляди при началѣ перехода пластинокъ дугъ въ парахордаліи. *Rm*—спинной мозгъ; *Ch*—хорда; *Hm*—hyomandibulare; *O*—полость рта; 1, 2—жаберныя дуги; *A*—корни аорты; *Ch*—хорда; *Wb*—разростающіяся вверхъ пластинки позвоночныхъ дугъ; *Ccd*—vena cardinalis.

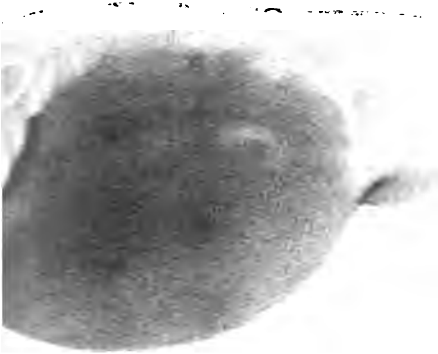
Фиг. 178. Продольный разрѣзъ черезъ переднюю часть кишки и заднюю желудка въ мѣстѣ образованія поджелудочной железы. *Ngd*—питательный желтокъ; *Mg*—желудокъ; *Pcr*—поджелудочная железа; *Mst*—мезентерій, окутывающій поджелудочную же-

лезу; *Rwr*—задняя стѣнка кишки; *Rch*—полость задней кишки.

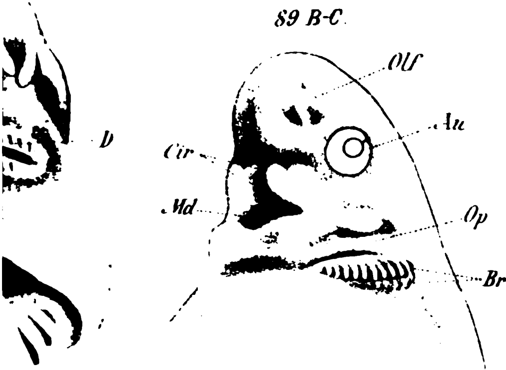
Фиг. 179. Продольный разрѣзъ черезъ переднюю часть трехнедѣльной стерляди. *Bct*—conus arteriosus; *Vt*—желудочекъ сердца; *At*—предсердіе; *Int*—средняя кишка; *Hp*—печень; *Pcr*—поджелудочная железа; *Mg*—желудокъ; *Mgdr*—железы желудка; *Rc*—задняя кишка; *Spk*—спиральный клапанъ.



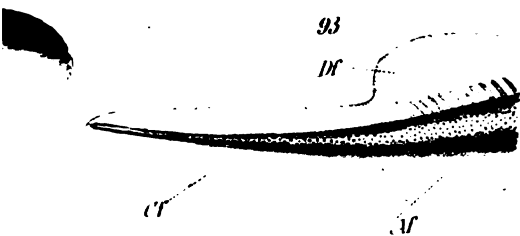
88 B.



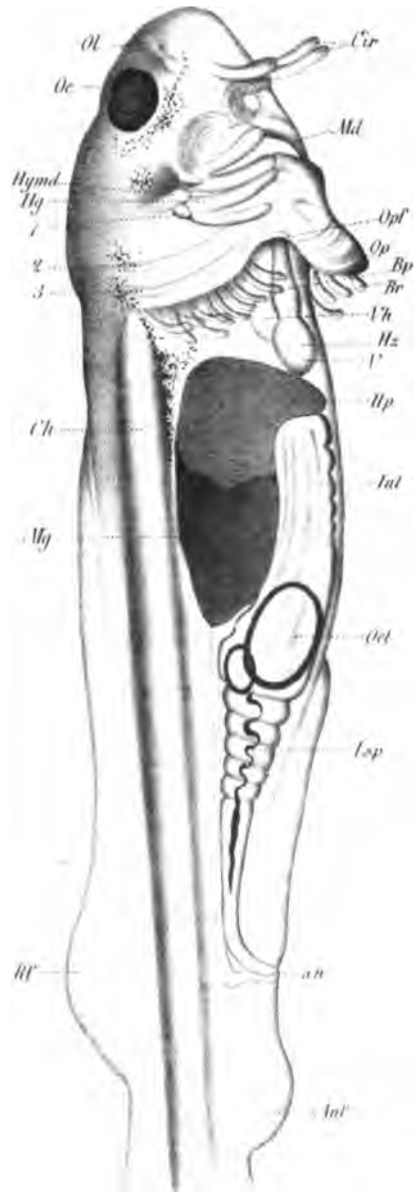
89 B-C.



93



91 D.



86 A

Olf

Sn

Gb

Dc

Olf

Cbu

Olf

90

Olf

Th

Op

Vit

V Card

B

An

V caud

Gh

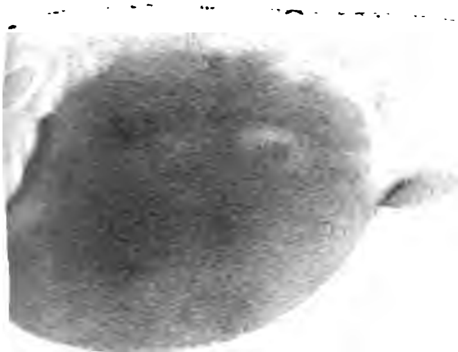
92

Ch

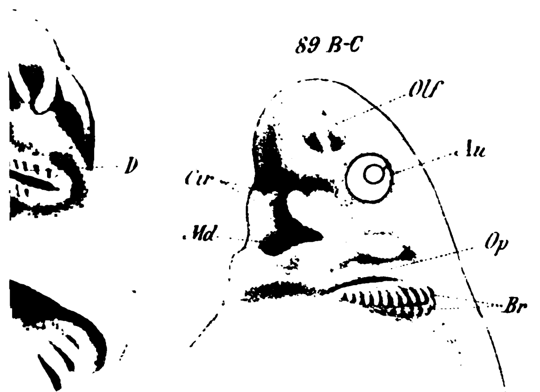
an

94

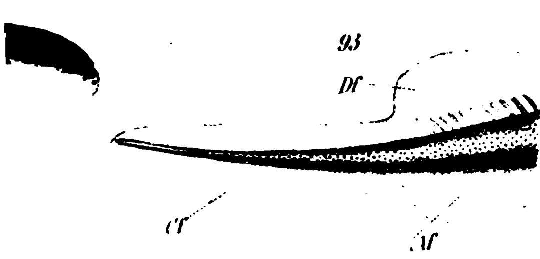
88 B.



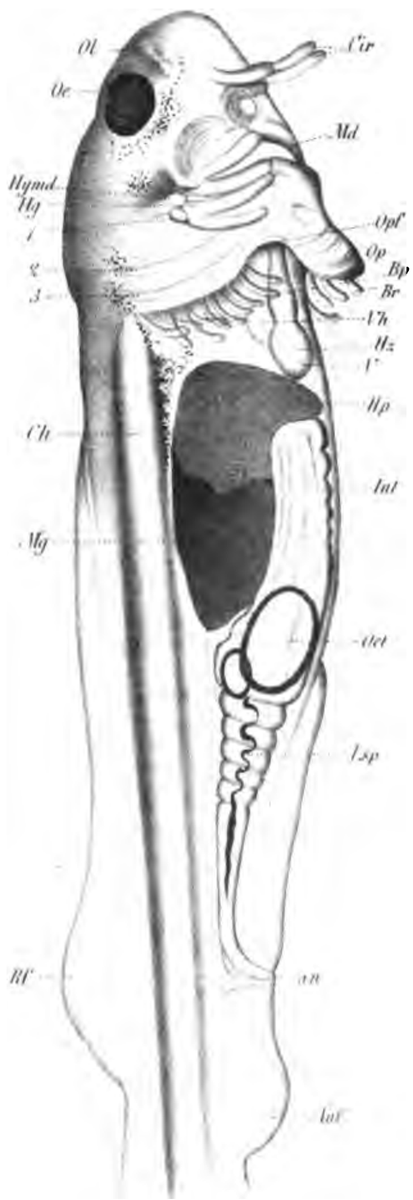
89 B-C

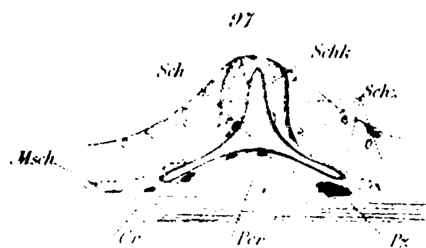


93

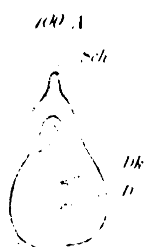


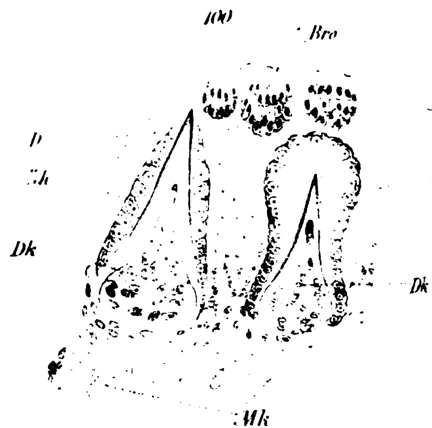
91 D.

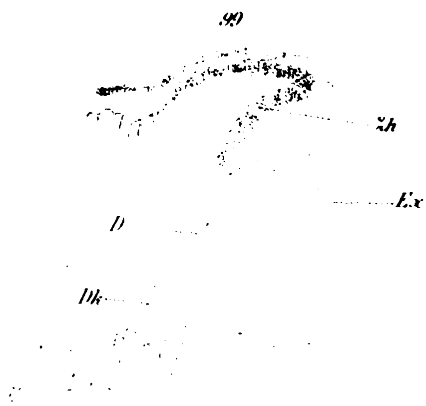


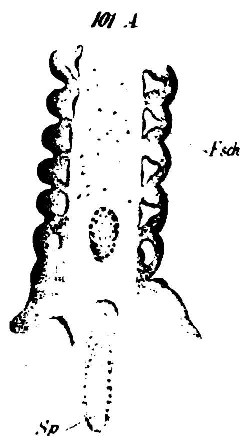

97
Sch
Schk
Schz
Msch
Cr
Per
Pz

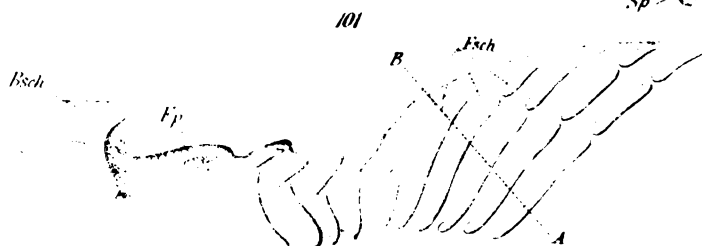

Ex'
Bro
Ex

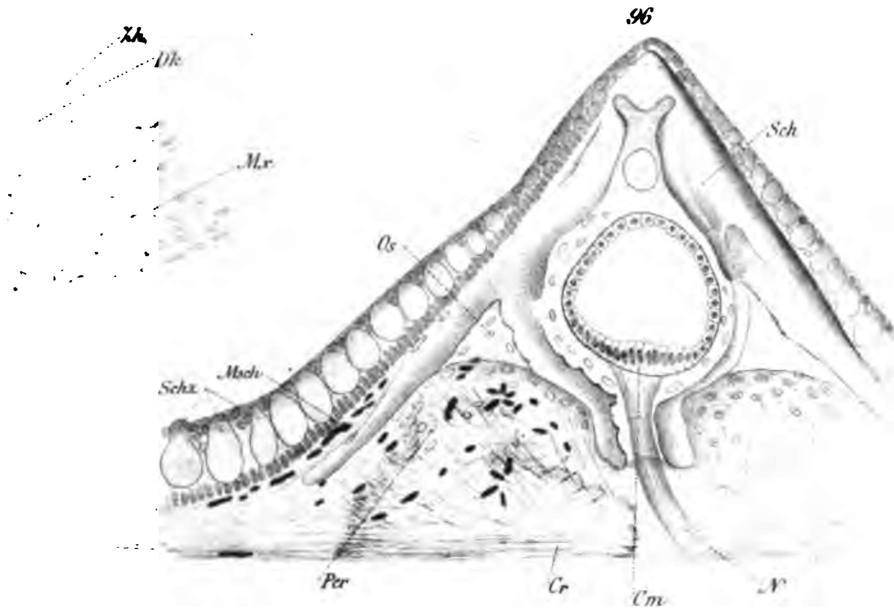

100 A
Sch
Dk
D

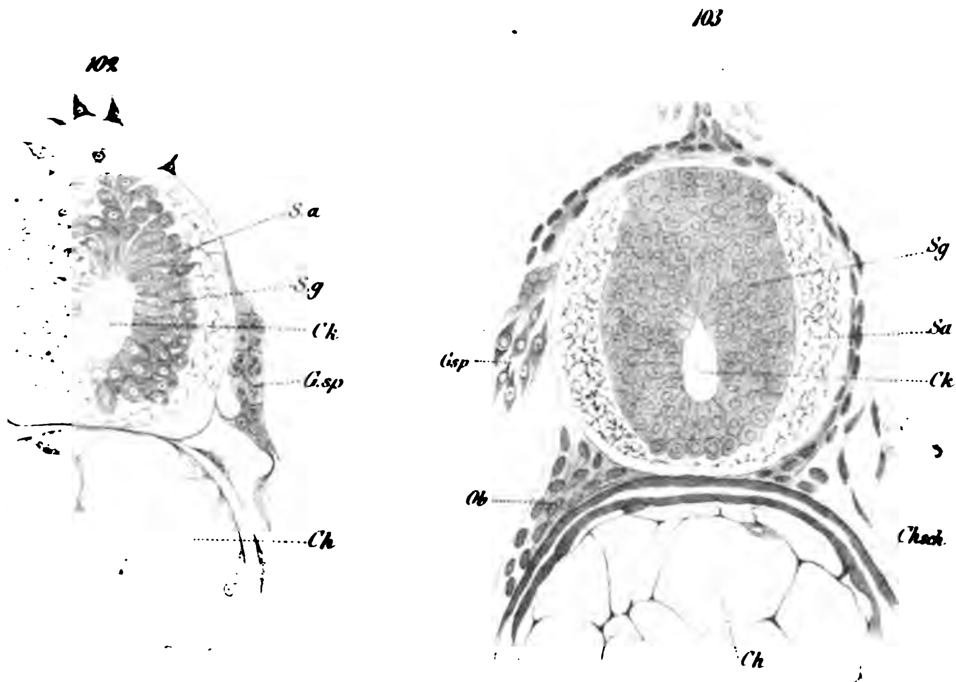

100
Bro
D
Zh
Dk
Dk
Mk


99
Zh
Ex'
D
Dk

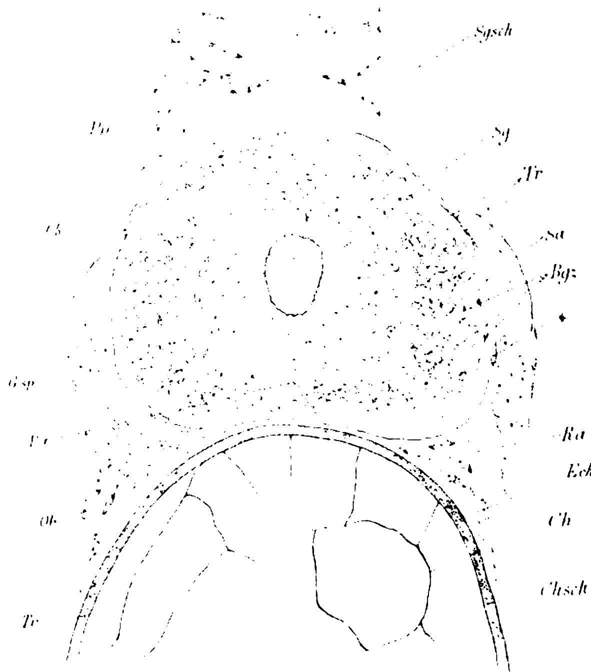

101 A
Fsch
Sp


101
Bsch
Fp
B
Fsch
A





въ Лит В. Гловчевскаго въ Варшавѣ



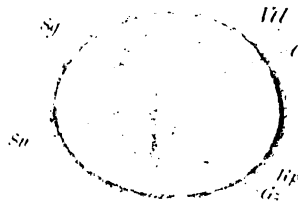
104



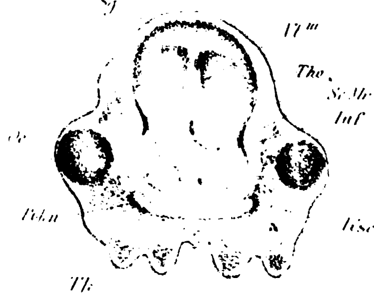
105



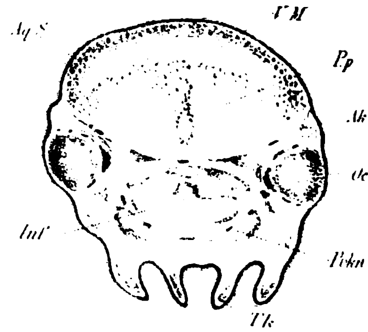
110



112

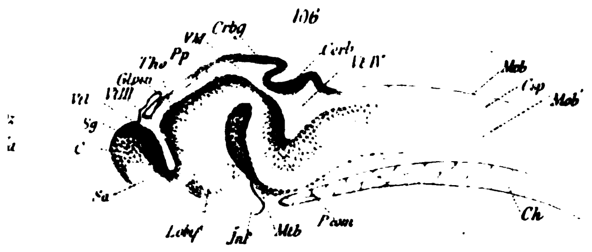


114

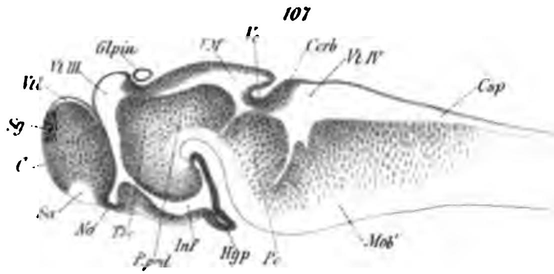


115

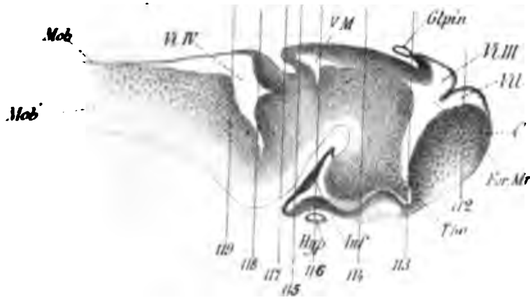
106



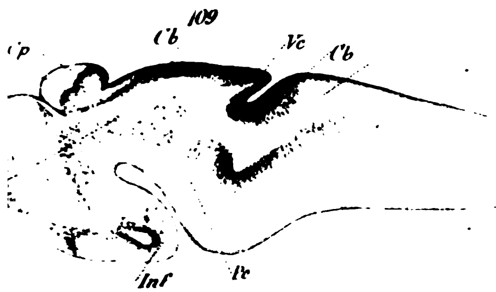
107



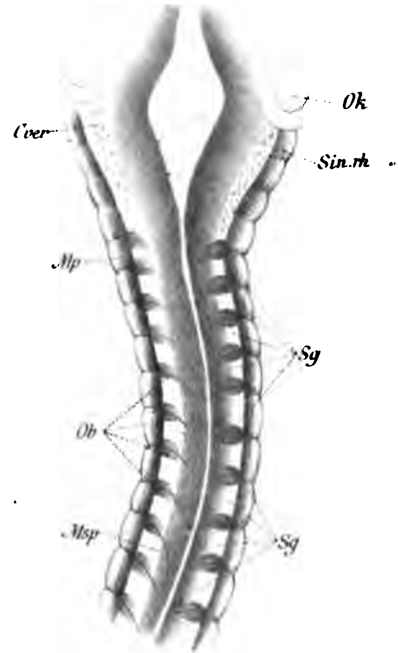
108



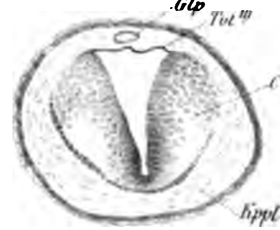
109



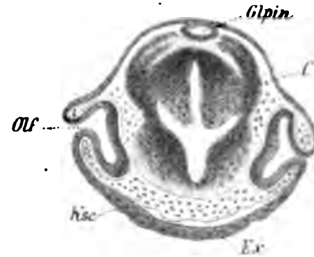
111



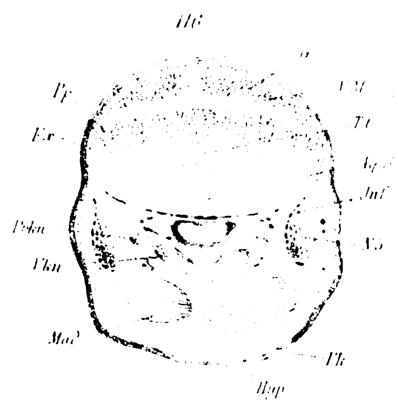
113



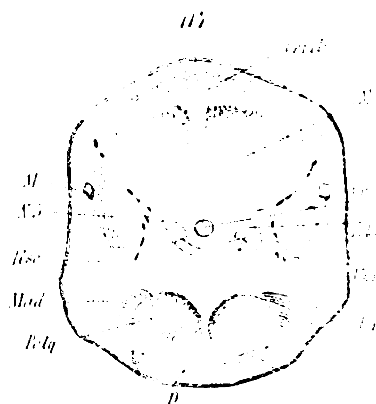
113 A



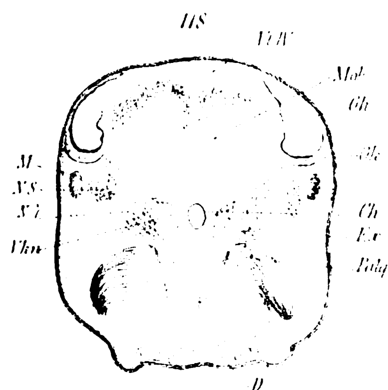
116



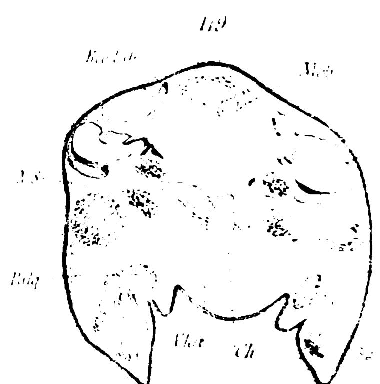
117



118



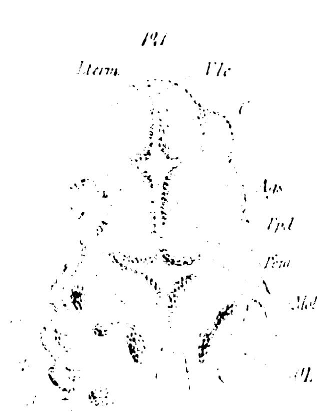
119



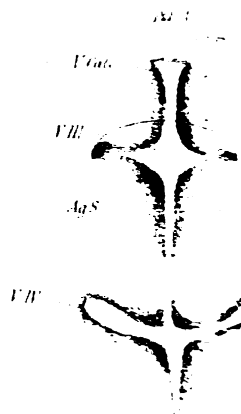
120

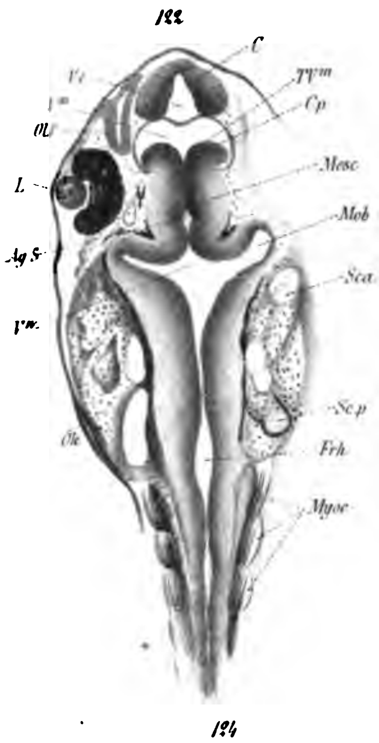


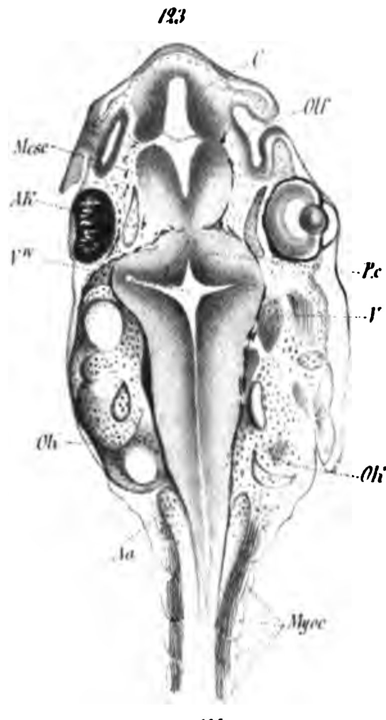
121

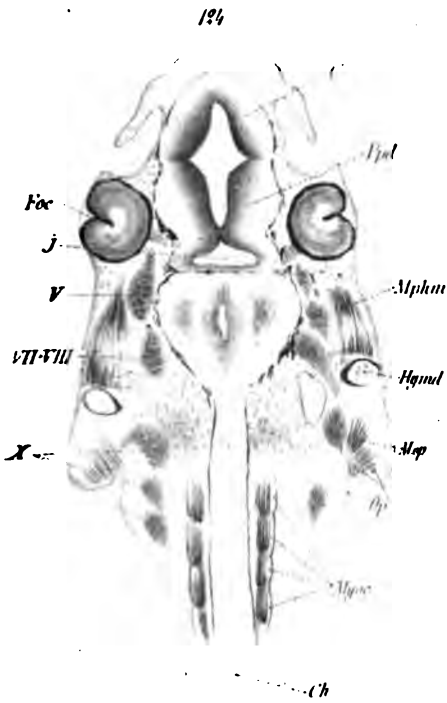


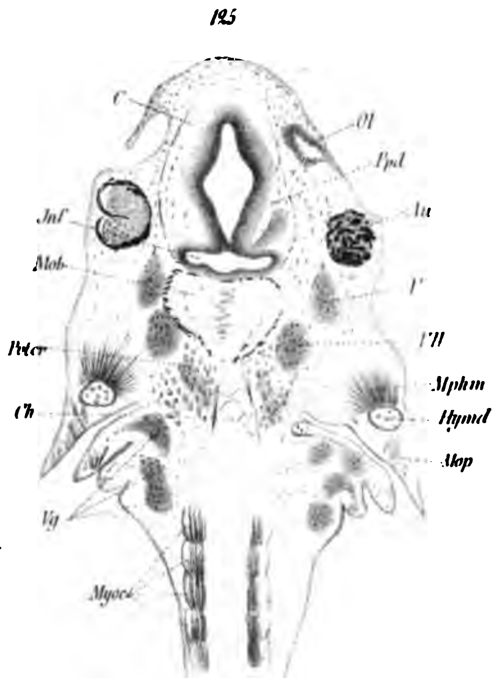
122




122
C
TVm
Cp
Olf
L
Mesc
Mob
Sca
Scp
Frh
Myoc

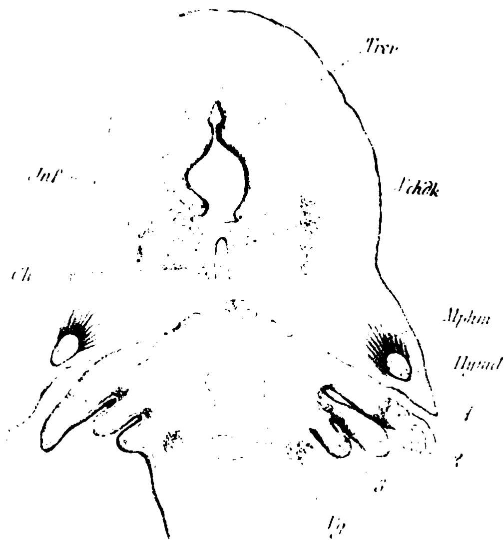

123
C
Olf
Mesc
AK
Pc
V
Oh
Oli
Ao
Myoc

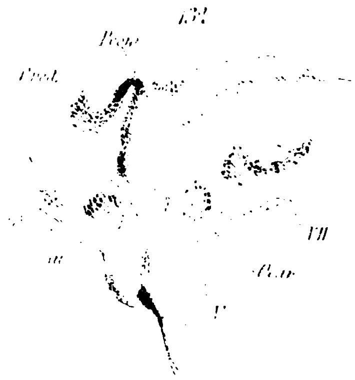

124
Ppd
Foc
j
V
Mphm
VII·VIII
Hymd
X
Mop
Myoc
Ch


125
C
Ol
Ppd
Inf
Au
Mob
V
VII
Mphm
Ch
Hymd
Mop
Vg
Myoc

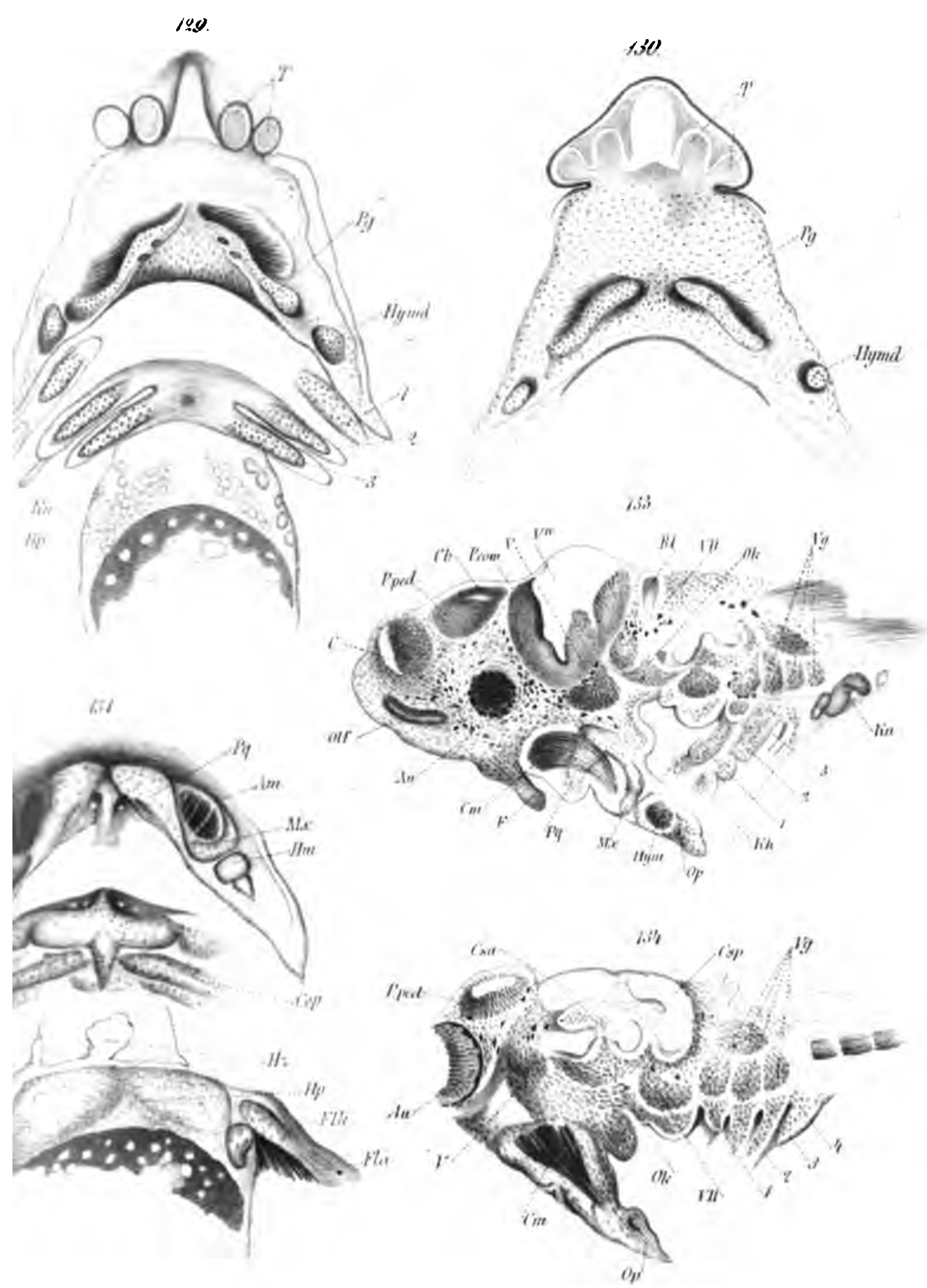

Jm
Mob
Pchdk
Ch
Mphm
Mgc




Trr
Vchdk
Mphm
Hyml
1
2
3

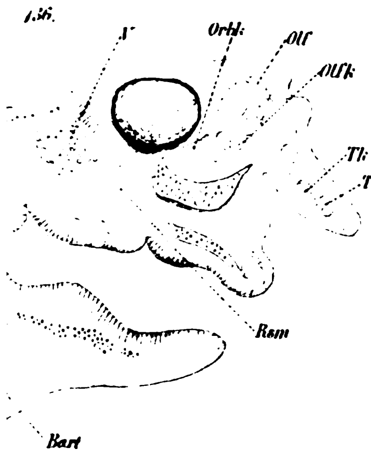

VII

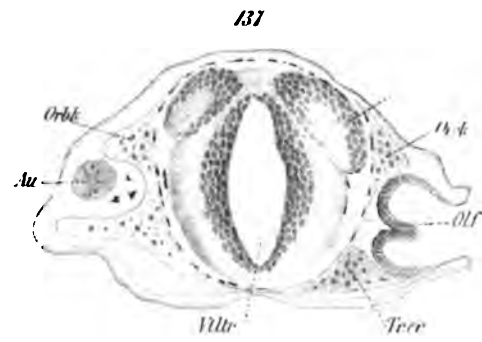
Таб. XIV

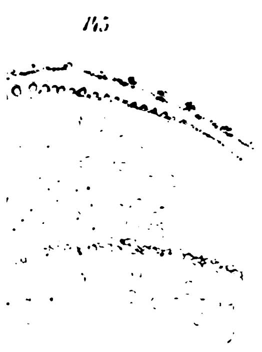


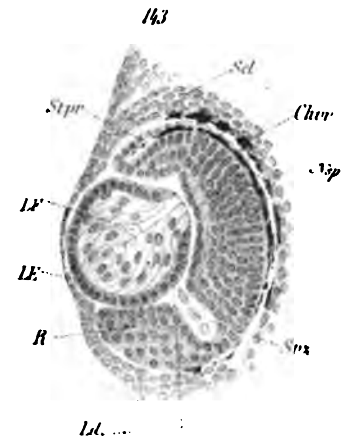
Въ Лит. Б. Кловчевскаго въ Варшавѣ.

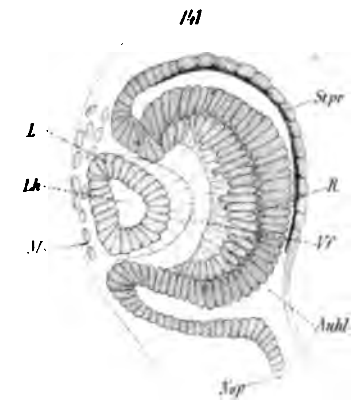


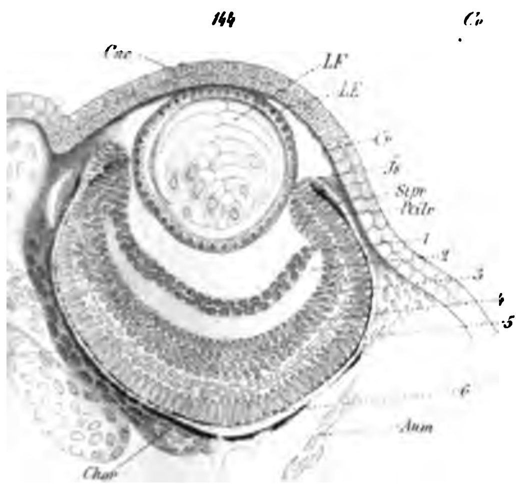

136.
Orbk
Olf
Olfk
Tk
Rsm
Bart

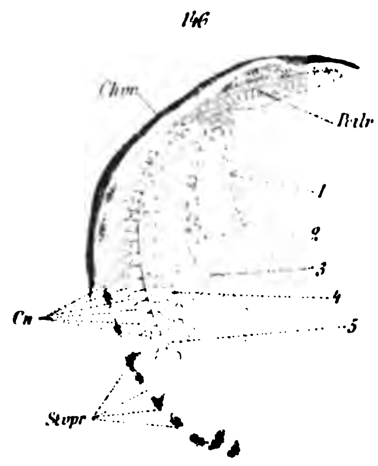

137
Orbk
Au
Olf
Vdtr
Trcr

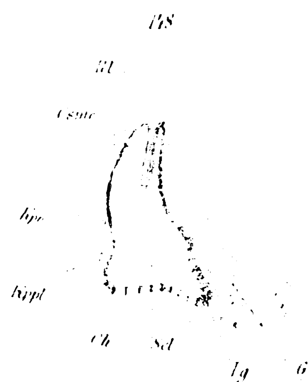

145

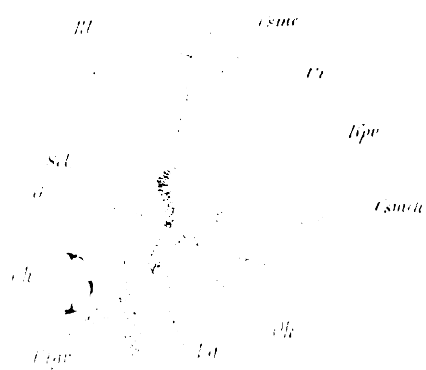

143
Scl
Stpr
Chor
LF
LE
R
Spz

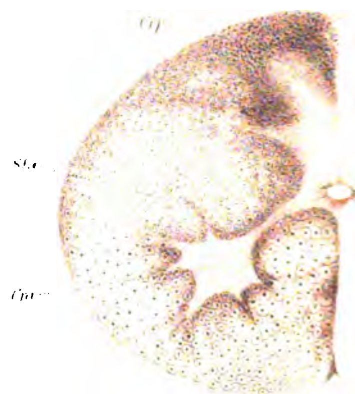

141
Stpr
L
Lh
R
Anhl
Sep

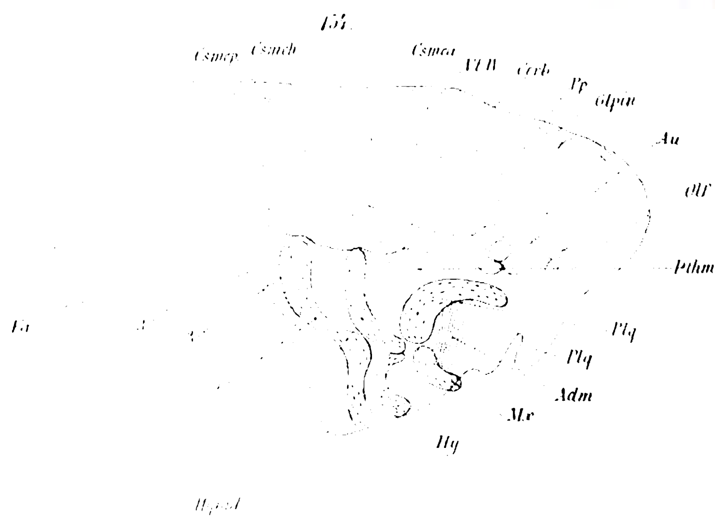

144
Cae
LF
LE
Stpr
Pdr
1
2
3
4
5
6
Aum
Chor


146
Chor
Pdr
1
2
3
4
5
Cn
Stcpr

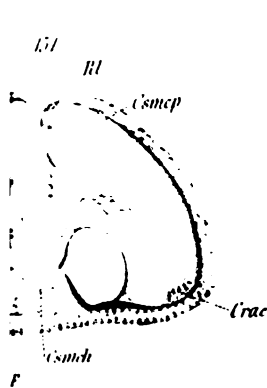


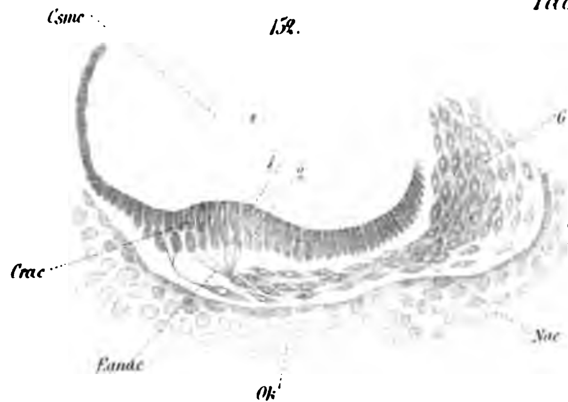


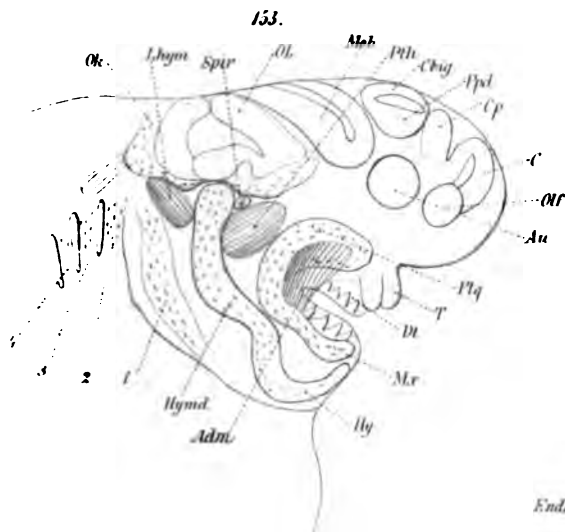


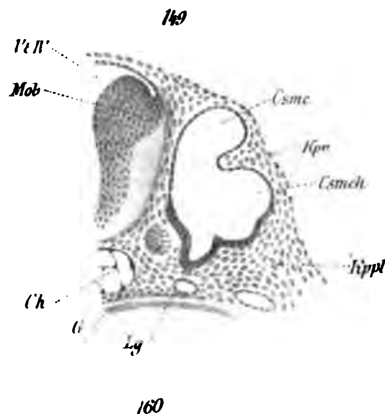


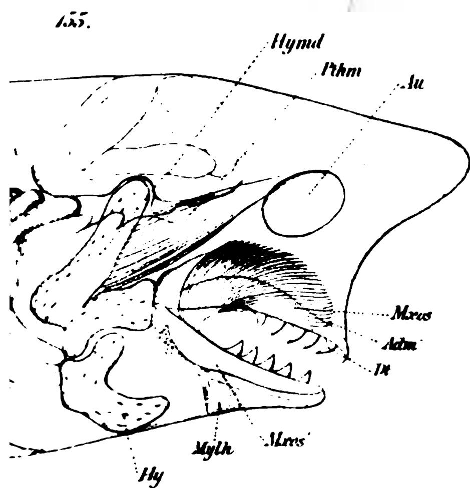


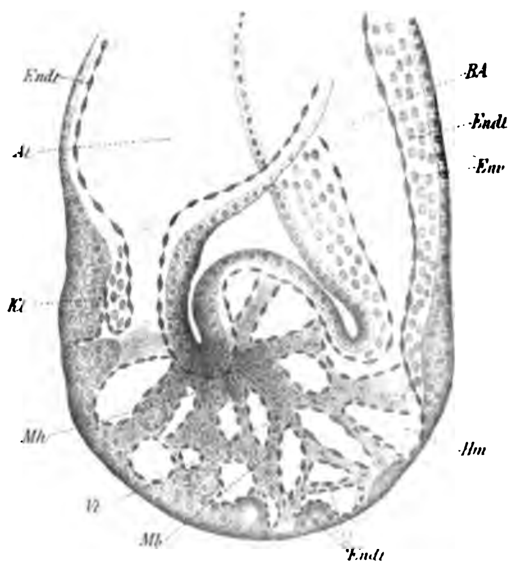

151
Rl
Csmcp
Crac
Csmch


152.
Csmc
G
Crac
Nac
Eandc
Ok


153.
Ok
Lhym
Spir
Ol
Mob
Pth
Cbig
Ppd
Cp
C
Olf
Au
Plq
T
Dt
Mx
Hymd
Adm
Hy

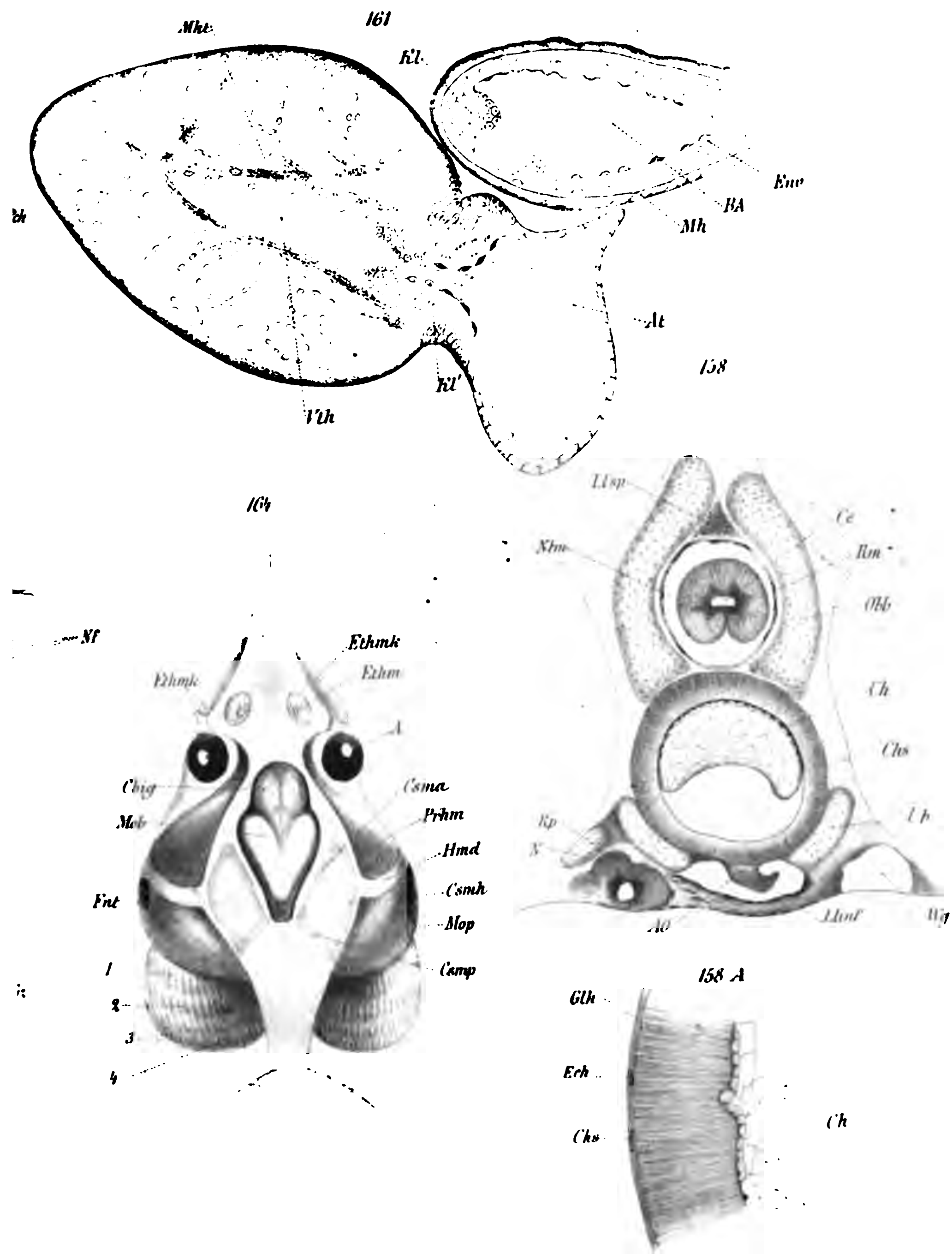

149
Mob
Csmc
Kpr
Csmch
Kppl
Ch
Lg


155.
Hymd
Pthm
Au
Mxus
Adm
Dt
Mylh
Hy


160
Endt
At
BA
Endt
Env
Kt
Mh
Hm
Mb
Endt


Mkt
Vh
151.
Ce
Gz

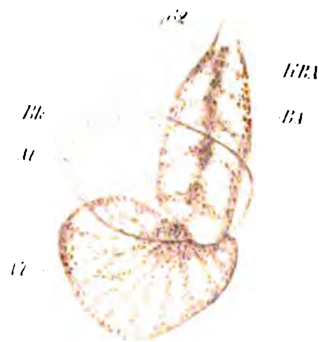
Taf. XVII.

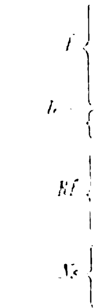


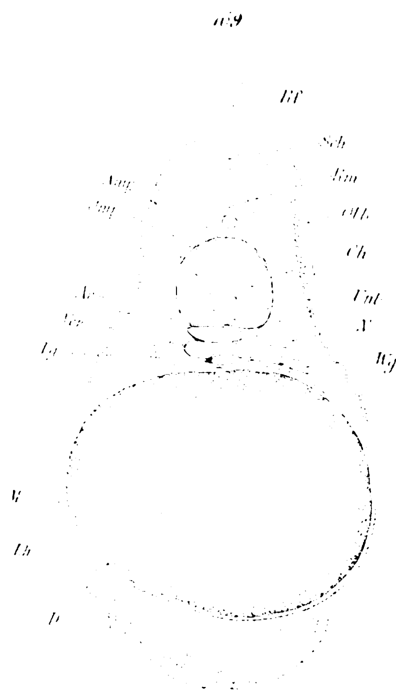
161
Mkt.
Kl.
Enw
BA
Mh
At
158
Kl'
Vth
164
Nf
Ethmk
Ethmk
Ethm
Chig
Mob
Csma
Prhm
Hmd
Fnt
Csmh
Mop
Csmp
1
2
3
4
Llsp
Nhm
Ce
Rm
Olb
Ch
Chs
Kp
Ao
Wg
158 A
Glh
Ech
Chs
Ch

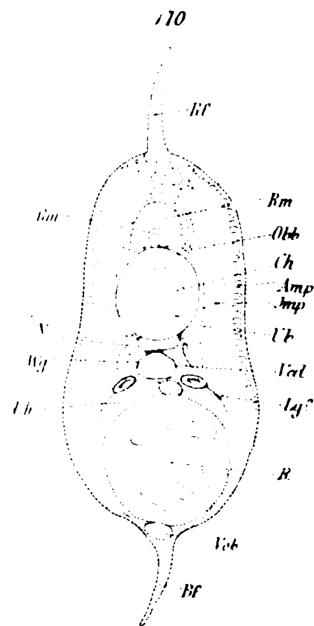

Ck
Au
Olf
Olk
Tr
Adm
Plq
Hymd
Hy


Ch



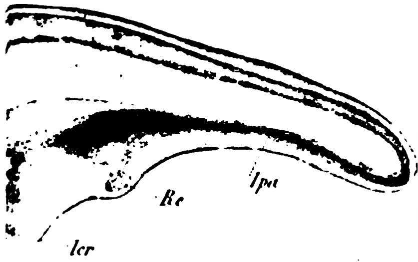




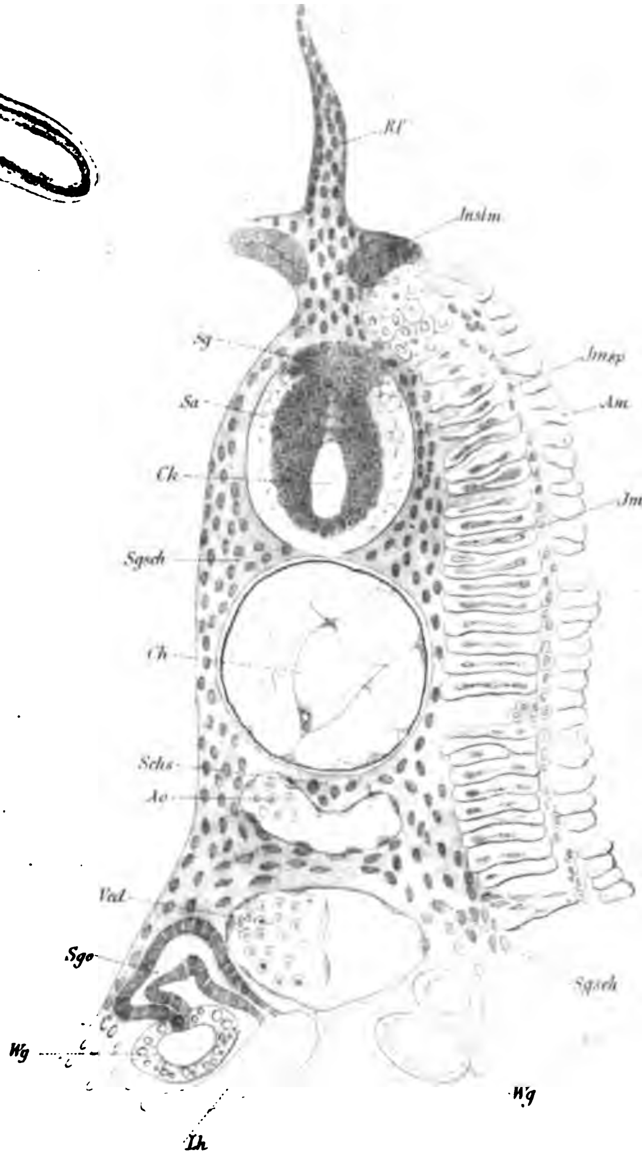

110
Bf
Rm
Obb
Ch
Amp
Imp
Ub
Val
Veb
Bf


Mg
Int

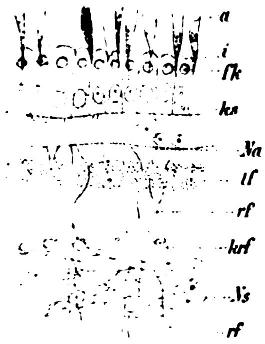
167



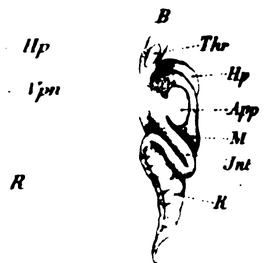
168



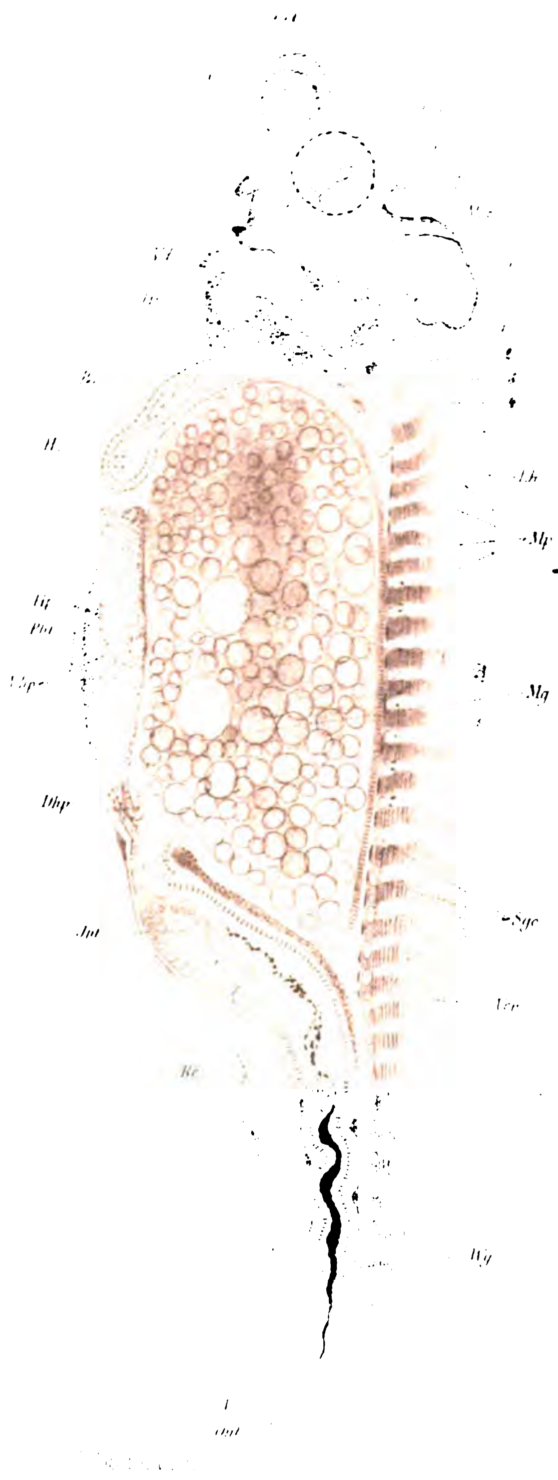
166



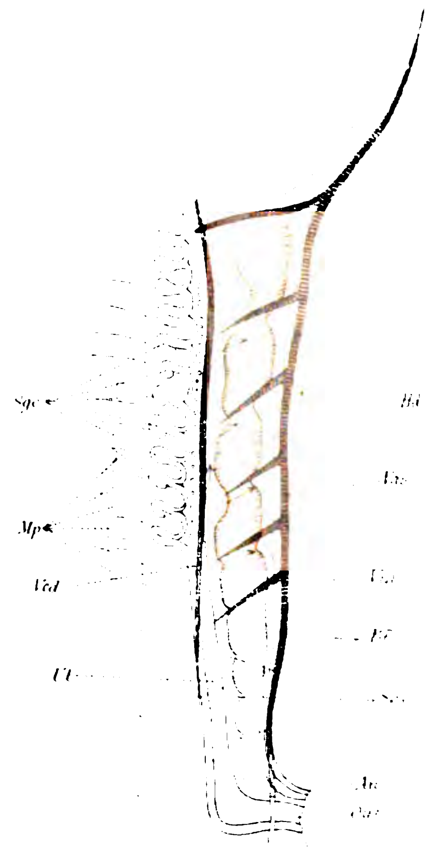
173



въ Лит. В. Клочевскаго въ Варшавѣ

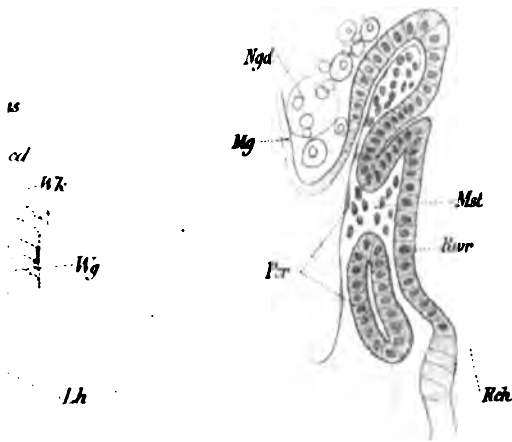



174

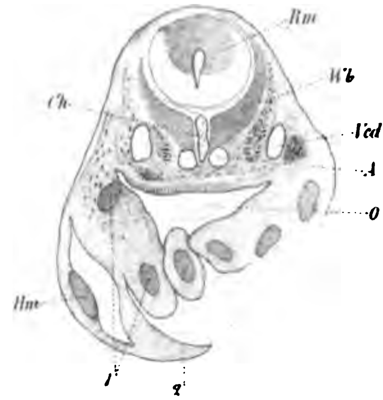

172
Sqe
Mp
Vel

is
ad
Wk
Wg
Lh

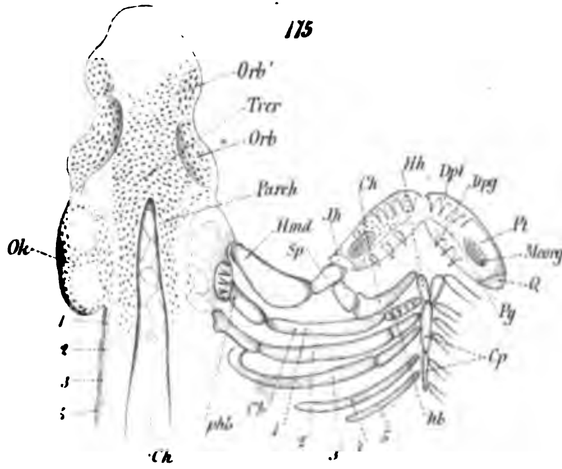
178



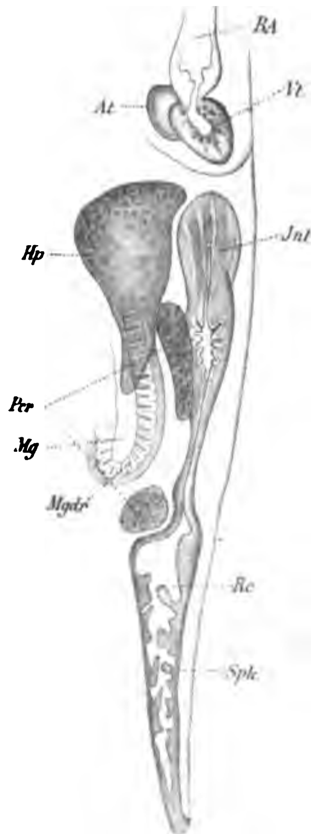
177



175



179



176

